PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

43. BAND, 5. HEFT

MIT 34 TEXTABBILDUNGEN
IN 108 EINZELDARSTELLUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 27. APRIL 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 19.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

43. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 5. Heft

Seite

Roth, I., Entwicklung und histogenetischer Vergleich der Nektar- und Verdauungsdrüsen von *Nepenthes.* Mit 7 Textabbildungen in 59 Einzeldarstellungen 361

Czaja, A. Th., Mikroskopischer Nachweis von Amylose und Amylopektin am Stärkekorn sowie zweier Typen von Stärkekörnern 379

Barthelmess, A., Über Musterbildung am Sproßscheitel der Phanerogamen. Mit 15 Textabbildungen 393

Bergann, F., Über den Schädlingsbefall von Chimärenfrüchten 411

Wulff, H. D., Cytologische Untersuchungen an einem pentaploiden Rosenbastard (Rosa hybr. „315") und seiner Nachkommenschaft. Mit 4 Textabbildungen in 26 Einzeldarstellungen 420

Linser, H., Über die Wirkung von Indol-3-Essigsäure auf das Längenwachstum von Keimlingen verschiedener *Brassica*-Arten. Mit 2 Textabbildungen 440

Kuchar, K. W., Photosynthese von Chara-Beständen bei geringem Kohlensäure- und Bicarbonatgehalt des Wassers. Mit 6 Textabbildungen . . . 446

Planta, Bd. 43, S. 361—378 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ENTWICKLUNG UND HISTOGENETISCHER VERGLEICH DER NEKTAR- UND VERDAUUNGSDRÜSEN VON *NEPENTHES*.

Von

INGRID ROTH.

Mit 7 Textabbildungen in 59 Einzeldarstellungen.

(Eingegangen am 11. Dezember 1953.)

1. Einführung.

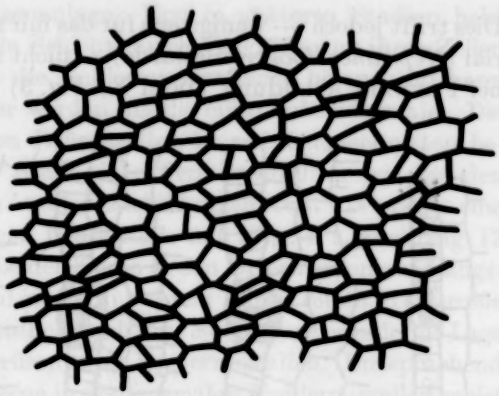
Seit mehr als einem Jahrhundert herrschen unter den Anatomen Meinungsverschiedenheiten darüber, ob die Honig- und Verdauungsdrüsen der *Nepenthes*-Kannen rein epidermale Herkunft aufweisen oder ob sich an deren Bildung auch subepidermale Schichten beteiligen. Die ersten Mitteilungen in dieser Hinsicht finden sich bei TREVIRANUS (1829), MEYEN (1837) und KORTHALS (1839), welche Forscher in der Ansicht übereinstimmten, daß die Drüsen einzig aus subepidermalen Schichten bestünden, während sich die Epidermis an deren Entstehung nicht beteilige. Der erste, der gegen diese Anschauung ankämpfte, war OUDEMANS (1863), dessen anatomische Untersuchungen aber äußerst knapp und wenig aufschlußreich erscheinen; er schreibt lediglich: „Reeds van den beginne is kliertje *op* de opperhuid gezeten, maar, wat opmerkelijk is, *in* een cirkelrond groefje of kuiltje....". So gebührt denn das Hauptverdienst, diese Frage einer Klärung nähergebracht zu haben, den exakten entwicklungsgeschichtlichen Studien WUNSCHMANNS (1872), der erstmals die epidermale Herkunft der *Nepenthes*-Drüsen nachwies. Um so unbegreiflicher erscheinen die Einwände von FENNER (1904), wonach sich an der Bildung der Verdauungsdrüsen von *Nepenthes* außer der Epidermis auch subepidermale Schichten beteiligen sollen, obwohl die Abbildungen bei FENNER auf den ersten Blick gerade das Gegenteil beweisen. Auch STERN (1917) greift auf die Angaben WUNSCHMANNS zurück, indem er die epidermale Herkunft der Verdauungs- und Nektardrüsen bei *Nepenthes* vollauf bestätigt, dagegen eine Beteiligung subepidermaler Schichten an der Entstehung der Nektardrüsen des Kragenrandes annimmt. Durch die zusammenfassenden Studien LLOYDS (1942) in „The carnivorous plants" schien nunmehr die Frage nach der Entstehung von Verdauungs- und Honigdrüsen bei *Nepenthes* eine endgültige Klärung dahingehend erfahren zu haben, daß sich beide Drüsenarten (einschließlich der Honigdrüsen des Kragenrandes) auf dieselbe Art und Weise, nämlich durch Aufteilung der Epidermis, entwickeln.

Fast in allen zitierten Arbeiten wird nämlich mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß die Verdauungsdrüsen der Kanne in Bau und Entwicklung vollkommen den Honigdrüsen des Deckels gleichen, wobei natürlich die ersteren im Vordergrund des Interesses standen. Gelegentlich entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an *Nepenthes*-Kannen war mir jedoch sofort aufgefallen, daß ganz bestimmte Unterschiede in der Entwicklungsweise beider Drüsenarten bestehen.

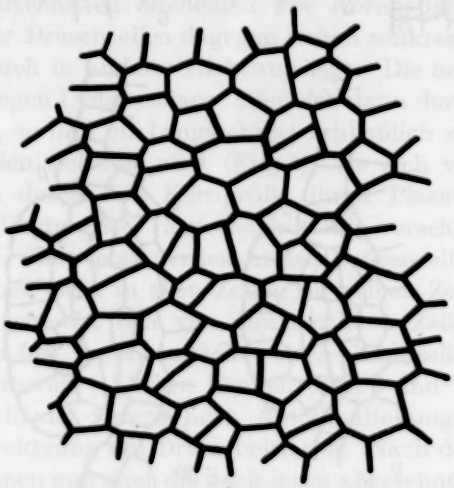
2. Histogenese der Verdauungsdrüsen.

Betrachten wir zunächst die Verdauungsdrüsen im urnenförmigen Abschnitt des *Nepenthes*-Blattes, so ergibt sich in groben Zügen gesehen etwa das eben dargestellte Bild epidermaler Entstehungsweise. Als erstes Anzeichen der Drüsenbildung lassen sich an Längsschnitten durch die Kanne Unebenheiten im Verlauf der Epidermis feststellen, die sich zunächst im Hervorwölben bestimmter Epidermiszellen in gewissen Abständen manifestieren. Schon vor Beginn der Drüsenbildung läßt sich nämlich im gesamten Bereich der inneren Kannenepidermis eine erhöhte Zellteilungstätigkeit beobachten, die sich sowohl auf die spätere Gleitzone wie auf die Drüsenzone erstreckt, bei letzterer jedoch noch intensiver in Erscheinung tritt. Während die Epidermiszellen der Gleitzone einer etwa 6—8 mm langen *Nepenthes*-Kanne tangential etwas gedehnt erscheinen (Fig. 1), indem sie den Wachstumsbedürfnissen des Blattes Folge leisten, weisen diejenigen der Drüsenzone Teilungen in allen Richtungen auf und kommen auf diese Weise dem einsetzenden Flächenwachstum nach (Fig. 3); die Ursprungszellen, aus denen die Tochterzellen durch Teilung hervorgegangen sind, lassen sich meist noch mit Leichtigkeit nachweisen (in Fig. 3 stärker umrandet). Durch einen Vergleich dieser epidermalen Zone mit der daruntergelegenen subepidermalen Schicht (Fig. 2) wird die Intensität des Teilungsimpulses in der Epidermis erst vollends deutlich. Wie später noch auf Längs- und Querschnitten zu zeigen sein wird, unterscheiden sich also epidermale und subepidermale Zellen grundsätzlich durch ihre Größe voneinander. Aus diesem homogenen Zellmaterial beginnen sich nun an etwas älteren Kannen (mit einer Länge von 1—$1^1/_2$ cm) einzelne Epidermiszellen herauszudifferenzieren, indem sie an Volumen zunehmen und sich dadurch ein wenig über das Niveau der übrigen Epidermiszellen erheben. Sie stellen nichts anderes dar als die jüngsten Anlagen der späteren Verdauungsdrüsen und sind auch meist schon durch ihre Kerngröße und den dichteren Plasmainhalt von ihren Schwesterzellen zu unterscheiden; auf Längs- und Querschnitten sind sie ebenso gut zu erkennen wie auf Flächenschnitten (Fig. 12). Sofort nach Entstehen der ersten Drüsenanlage setzt auch die Bildung der Drüsendeckel durch Hervorwölben einiger oberhalb der Drüse gelegener Zellen ein, wodurch die Epidermis

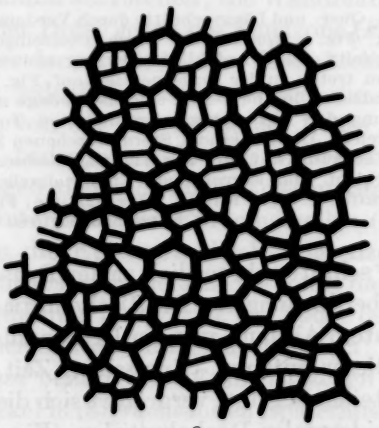
ihre deutlich „wellige“ Oberfläche erhält. Dies Welligwerden der Epidermis vollzieht sich zunächst dadurch, daß einzelne subepidermale Zellen der ersten Schicht, die direkt unter den Deckelinitialen liegen, stärker heranwachsen und so die darüberliegenden Zellen emporheben; dagegen bleiben die unterhalb der Drüseninitialen befindlichen subepidermalen Zellen gerade umgekehrt zunächst recht kurz, wohl infolge des Druckes, den die plasmareichen Drüseninitialen nach innen ausüben. Fenner behauptet, zuerst das „Welligwerden“ der Epidermis durch Vergrößerung subepidermaler Zellen beobachtet zu haben; demnach würde der Anstoß zur Drüsenbildung von der Subepidermis ausgehen und wären die Überdachungen die ersten sichtbaren Anlagen der Verdauungsdrüsen.



1



2



3

Abb. 1. Flächenschnitte: Fig. 1, Flächenschnitt durch die Epidermis der Gleitzone einer jungen *Nepenthes*-Kanne; Zellen tangential etwas gedehnt. Fig. 2, Flächenschnitt durch die erste subepidermale unter der Drüsenzone gelegene Schicht derselben Kanne, die Größenunterschiede der Zellen im Vergleich zur Oberhaut aufzeigend. Fig. 3, Innenepidermis des Kannengrundes (spätere Drüsenzone) der gleichen Kanne; die Abbildung veranschaulicht die starke Aufteilung der Epidermiszellen. Zusammengehörige Zellen, die aus einer Mutterzelle hervorgingen, stärker umrandet. Alle 3 Figuren 340mal.

Dies trifft jedoch — wenigstens für das mir zur Verfügung stehende Material (*Nepenthes Hookeri*-Bastarde) — nicht zu. Wahrscheinlich aber liegt bei FENNERS Abbildung (Tafel X, Fig. 3) kein Medianschnitt vor; der

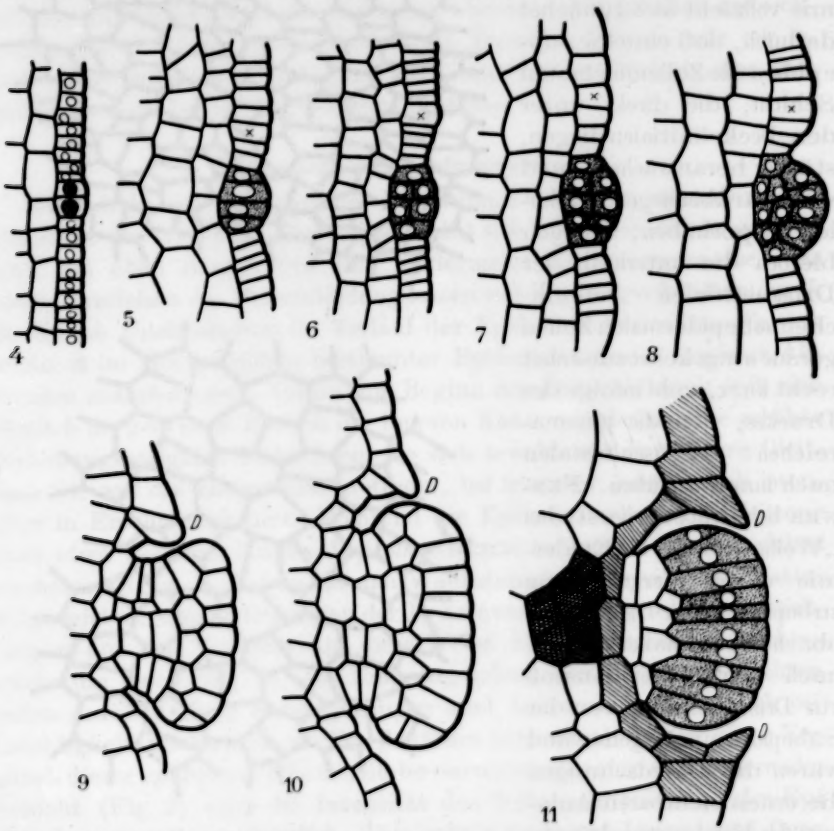


Abb. 2. Quer- und Längsschnitte durch Verdauungsdrüsen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Fig. 4, Querschnitt durch zweizellige Drüsenanlage. Fig. 5, Drüsenanlage im Längsschnitt, durch Antiklinalteilungen weiter aufgeteilt. Fig. 6, die ersten Periklinalteilungen treten in der Drüsenanlage auf. Fig. 7, die Periklinalteilungen schreiten gegen die Randzellen hin fort. Fig. 8, Drüsenanlage mit 3 Zelletagen, gebildet durch periklinale Aufteilung der nach innen abgegliederten Tochterzellen. Punktierte Zellen besonders plasmareich. Die mit einem Stern versehenen Zellen sind Deckelinitialen. Fig. 9 und 10, ältere Verdauungsdrüsen. Fig. 11, ausgewachsene Drüse; sezernierende Schicht punktiert; Mittelschicht und angrenzende Epidermiszellen schraffiert; tracheidale Zellen doppelt schraffiert. Fig. 5 mit 10, Längsschnitte; Fig. 4 und 11 Querschnitte, *D* = Deckel. Sämtliche Figuren etwa 230mal.

Autor schnitt wohl seitlich an den Drüsenanlagen vorbei und erhielt so nur die Überdachungen. Die Deckelinitialen bilden sich jeweils in ganz bestimmtem Abstand von der Drüsenanlage; meist sind sie 2—4 Zellen weit von dieser entfernt. Zur selben Zeit, da sich die Drüsenanlage weiter aufzuteilen beginnt, vergrößert sich die Deckelanlage durch Verlängerung der epidermalen Deckelinitialen (Fig. 6—11), die dadurch fast dieselbe

Höhe erreichen wie die Drüsenanlage. Erst in späteren Stadien hebt auch die zweite subepidermale Schicht durch Vergrößerung ihrer Zellen die Drüsenüberdachung über die Epidermisoberfläche hinaus und kann dann sogar ausschlaggebender werden als die erste subepidermale. Die Weiterentwicklung der jungen Drüsenzellen ist auf Längsschnitten besonders gut zu beobachten. Statt einer Periklinalteilung wie bei den meisten epidermalen Drüsen- und Haarbildungen tritt als erstes eine Antiklinalteilung in der jungen Drüsenzelle auf (Fig. 4, s. auch Fig. 13 und 14). Die auffallende Größe der Kerne in den Drüsenzellen auf Längs- und Querschnitten wird wohl nicht nur durch die absolute Kerngröße bedingt, sondern ist wahrscheinlich auch eine Folge der besonderen Lage und Stellung der Kerne in Drüsen- und Epidermiszellen. Entsprechend der Teilungsebene sind die Kerne in den normalen Epidermiszellen meist waagrecht orientiert, auf Querschnitten erscheinen ihre Kerne daher schmal-elliptisch; die Kerne der Drüsenzellen dagegen stehen senkrecht dazu, da ihre Teilungsebene auch in anderer Richtung liegt. Die neugebildeten Tochterzellen der jungen Drüsenanlage teilen sich dann durch Antiklinalteilungen weiter auf, so daß im Längsschnitt schließlich ein Komplex von 3—4 Drüsenzellen sichtbar wird (Fig. 5), die sich vor allen anderen Epidermiszellen durch ihre Kerngröße, ihren Plasmareichtum und die dadurch bedingte gute Tingierbarkeit mit verschiedenen Farbstoffen auszeichnen. Erst jetzt werden in den Drüsenzellen Periklinalwände eingezogen, doch nicht in allen Zellen zur selben Zeit, sondern die Teilungstätigkeit schreitet hier von den mittleren Zellen gegen den Rand der Drüse hin fort, wobei zunächst einige Randzellen von den Periklinalteilungen unberührt bleiben können (Fig. 6 und 7). Diese Randzellen sind es, die häufig vorerst noch Antiklinalteilungen durchmachen und so zur Verbreiterung der Drüse beitragen. Nach den ersten Periklinalteilungen beginnen nun auch die nach innen abgeschnürten Tochterzellen sich wieder periklinal aufzuteilen; die Wandbildungen erfolgen auch hier von der Mitte der Drüse gegen die Randzone (Fig. 8). Weitere Periklinalteilungen können dann noch in den Basalabschnitten der Drüsen erfolgen (Fig. 9—11); jedenfalls erscheint dabei die Beobachtung, daß die Teilungstendenz von der Oberfläche der Drüse gegen das Blattinnere hin fortschreitet, bedeutungsvoll. Die innersten Zellelemente der Drüse an der Basis liegen aber auch noch in diesem Stadium etwa auf derselben Höhe wie die anschließenden Epidermiszellen (Fig. 8 und 9). Aus diesen untersten, an die Epidermis direkt angrenzenden Zellen bildet sich später die sog. Mittelschicht heraus, die somit dauernd mit den Epidermiszellen in Verbindung bleibt. In der Folge beginnt sich aber die Grubenbildung immer stärker herauszuentwickeln; dabei bleiben die direkt neben der Drüse befindlichen Epidermiszellen kurz, während die später zum Drüsendeckel heranwachsenden Epidermiszellen

stark in die Länge gestreckt werden; eine Beteiligung der beiden äußersten subepidermalen Schichten an Deckel- und Grubenbildung durch Vergrößerung bestimmter Zellen wurde bereits erwähnt (Fig. 9—11). Wenn auch nun noch weitere Zellteilungen innerhalb der Drüsenanlage erfolgen, so finden diese doch in der äußersten (sezernierenden) Schicht meist zuerst ihren Abschluß, während in den basalen Zellagen die Teilungen am längsten fortdauern können. Unter der späteren Mittelschicht der

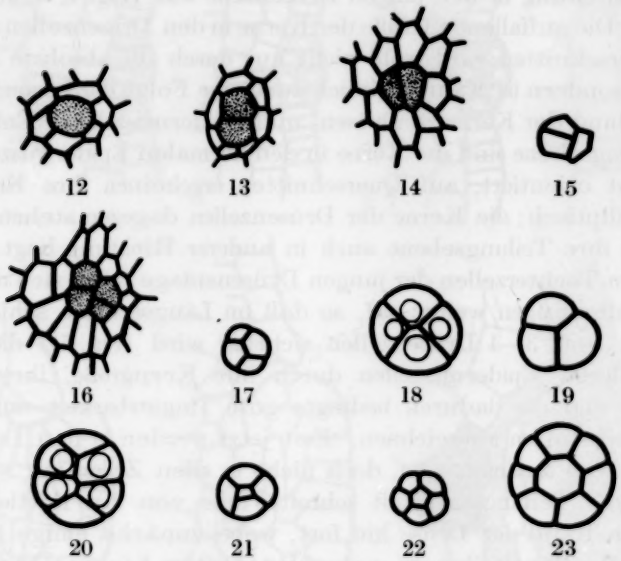


Abb. 3. Drüsenanlagen aus der Verdauungszone in verschiedenen Stadien von oben betrachtet. Fig. 12, einzellige Anlage. Fig. 13—23, weitere Aufteilungen der Epidermiszelle durch Antiklinalwände. Drüsenzellen in Fig. 12—14 und 16 punktiert. Sämtliche Figuren 340mal.

Drüse werden zuletzt noch einige Zellen der ersten subepidermalen Schicht aufgeteilt, aus denen dann die tracheidalen Zellen hervorgehen (Fig. 11). Auch in vollentwickeltem Zustand ist es möglich, die epidermale Herkunft der Verdauungsdrüsen an dem Verlauf der Mittelschicht zu erkennen, die ständig in direktem Konnex mit den anschließenden Epidermiszellen bleibt (schraffierte Zellen der Fig. 11). Bei *Hookeri*-Bastarden baut sich die fertige Drüse im Höchstfall aus 6—7 Zellschichten auf.

Um uns ein rechtes Bild von dem Wachstum der Drüsen machen zu können, müssen wir auch die Aufsicht auf diese berücksichtigen. Bereits in FENNERS Arbeit (auf Tafel X, Fig. 5 und 6a, b, c, d, e, f) finden wir junge Verdauungsdrüsen in Oberflächenansicht abgebildet, deren Aussehen auf den ersten Blick recht verschiedenartig anmuten mag. FENNER faßt sie daher auch unter dem Begriff „verschiedene

Formen der primären Drüsen" zusammen. Abgesehen davon, daß die Fig. 5c bei FENNER nicht reell erscheint, da ich nie 4 Zellwände direkt senkrecht aufeinanderstoßen sah, konnte ich selbst diese Typen und noch eine ganze Reihe anderer Formen an Frischpräparaten junger Kannen beobachten (Abb. 3 und 4). Es schien infolge dieser Mannigfaltigkeit der Formen zunächst schwierig, ein einheitliches System und Teilungsschema für die Drüsenanlegung herauszufinden. Nur soviel stand fest, daß alle Drüsen sich aus einer einzigen Epidermiszelle herausentwickeln

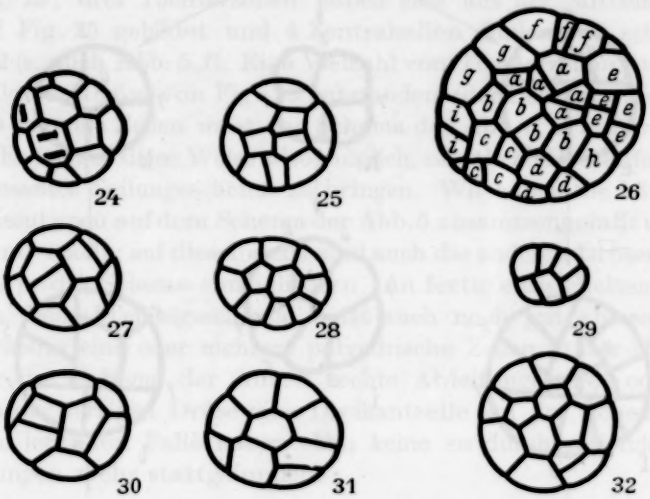


Abb. 4. Verschieden alte Verdauungsdrüsen in Aufsicht. In Fig. 24 Kernteilungen angedeutet. Zellen mit gleichen Buchstaben in Fig. 26 sind aus gemeinsamen Mutterzellen hervorgegangen. Weitere Erklärung im Text. Alle Figuren 340mal.

mußten (Fig. 12) und daß die erste Antiklinalteilung durch keine bestimmte Richtung fixiert war, sondern in beliebiger Weise auftreten konnte (Fig. 13 und 14). Auf die erste Halbierung der Zelle folgte nun immer eine weitere senkrecht zur ersten Wandbildung gerichtete Aufteilung der einen Tochterzelle (Fig. 15), so daß daraus eine dreizellige Drüsenanlage resultierte. An der Übergangszone zwischen Gleit- und Drüsenfläche konnte man häufig solche in der Entwicklung stehengebliebene Drüsen, die zwar noch an Größe zugenommen, aber keine weiteren Aufteilungen mehr erfahren hatten, beobachten (Fig. 19). Die Verdauungsdrüsen werden nämlich in akropetaler Reihenfolge angelegt. Bei anderen in der Entwicklung gehemmten Drüsen dagegen teilte sich jede der drei Tochterzellen noch einmal auf, wobei die neuen Wände etwa senkrecht an der ersten Antiklinalwand ansetzten (Fig. 29). Als dritter Teilungsschritt war sodann die Teilung der zweiten Tochterzelle zu beobachten, deren Antiklinalwand aber immer gegen die der ersten Tochterzelle etwas versetzt war (Fig. 16). Auch auf diesem Entwick-

lungsstadium blieben manche Verdauungsdrüsen stecken (Fig. 17 und 18). In diesem Vierzellstadium erfuhren die Drüsen häufig noch eine weitere Aufgliederung durch Teilung von zwei einander gegenüber-

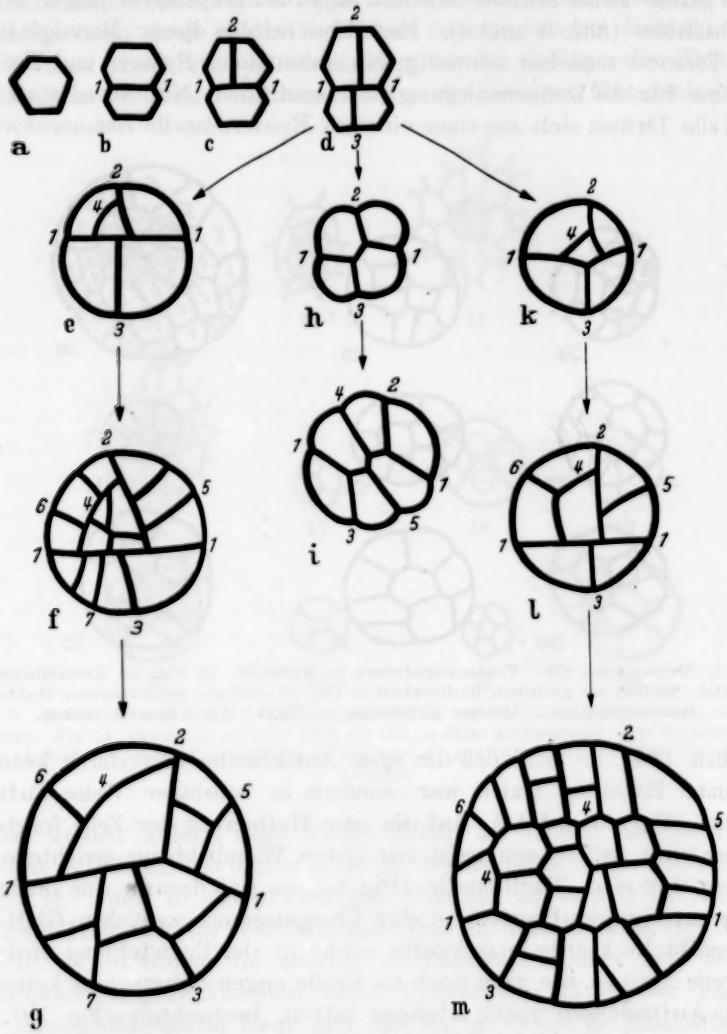


Abb. 5. Teilungsschema der Verdauungsdrüsen; Drüsen in Aufsicht. Reihenfolge der auftretenden Antiklinalwände durch Ziffern gekennzeichnet. Sonstige Erklärung im Text. Halbschematisch.

liegenden Zellen, wie dies Fig. 20 veranschaulicht. Schwieriger verständlich schienen dagegen zunächst Drüsenformen, die — wie FENNER sich ausdrückte — eine „Scheitelzelle" in der Mitte aufwiesen (Fig. 21 bis 23). Diese Zentralstellung der einzelnen Zelle ist jedoch an Hand des

Schemas der Abb. 5 leicht zu erklären; im Vierzellstadium wird hier nämlich eine weitere Wand eingezogen, die etwa auf halber Radiushöhe parallel zur Oberfläche eines Zellsektors der Drüse verläuft (Abb. 5e und k, sowie Fig. 21). Wenn sich die peripheren Zellen noch weiter radial aufteilen, so entstehen die Drüsenformen von Fig. 22 und 23 (s. auch Schema Abb. 5, l). Werden in einige der peripheren Zellen noch schräge Wände eingezogen, so erhalten wir Drüsentypen wie Fig. 31. Auch die Zentralzelle kann noch eine Aufteilung erfahren; halbiert ist sie in Fig. 28; drei Tochterzellen haben sich aus der Mittelzelle der Drüse auf Fig. 25 gebildet und 4 Zentralzellen finden wir schließlich auf Fig. 32 (s. auch Abb. 5, f). Eine Vielzahl von Tochterzellen ist aus der Zentralzelle der Drüse von Fig. 26 entstanden (der Zellkomplex a—b); ebenfalls 9 zentrale Zellen weist das Schema der Abb. 5, m auf (vgl. auch Fig. 39). Es ist auf diese Weise also möglich, sämtliche Drüsenformen in ein gemeinsames Teilungsschema zu bringen. Wir haben die häufigsten dieser Drüsentypen auf dem Schema der Abb. 5 zusammengefaßt und auseinander entwickelt; auf dieselbe Art sind auch die anderen Drüsenformen der Abb. 4 in das Schema einzugliedern. An fertig entwickelten Drüsen kann man dieses Teilungsschema meist auch noch gut ablesen; man findet entweder eine oder mehrere polyedrische Zellen in der Mitte der Drüse vor (im Schema der Abb. 5 rechte Ableitungsreihe) oder aber es fällt an der fertigen Drüse eine Dreikantzelle auf (im Schema linke Reihe); im letzteren Falle haben eben keine so durchgreifenden Zellverschiebungen mehr stattgefunden.

3. Histogenese der Honigdrüsen am Deckel.

Von sämtlichen zitierten Autoren wird nun — soweit sie sich überhaupt mit der Entwicklung der *Honigdrüsen* des Deckels befassen — behauptet bzw. als selbstverständlich vorausgesetzt, daß die Nektardrüsen — schon im Hinblick auf die völlige Übereinstimmung im anatomischen Aufbau — auch *eine vollkommen gleiche Entwicklung wie die Verdauungsdrüsen aufweisen*. Das wäre von vornherein auch als wahrscheinlich zu erwarten gewesen. Tatsächlich entspricht diese Annahme aber nicht dem wahren Sachverhalt. Erst an älteren Kannen von 2—3 cm Länge im Durchschnitt, bei denen gewöhnlich die Verdauungsdrüsen bereits voll ausgebildet in Erscheinung treten, kann die Entwicklungsweise der Nektardrüsen im Deckel studiert werden. Hier wird nämlich eine ganz bestimmte Entstehungsfolge der einzelnen Gewebeelemente eingehalten: zuerst bilden sich die Sternhaare, nach ihnen die Spaltöffnungen und zuletzt die Honigdrüsen. Entsprechend den Wachstumsverhältnissen des Blattes werden als erstes die Nektardrüsen in der Mitte des Blattes angelegt; man trifft daher auf Querschnitten sukzessive gegen die Ränder des Deckels zu jüngere Drüsenstadien an. Dies rührt unter anderem

daher, daß die Drüsenbildung bereits einsetzt, wenn das Randwachstum des Deckels noch nicht ganz abgeschlossen ist. Eine derartige Anordnung entspricht auch der Anlegungsfolge der Verdauungsdrüsen, deren jüngste Stadien wir an der Grenze gegen die Gleitzone antreffen. Zu allerletzt, wenn Verdauungs- und Honigdrüsen bereits entwickelt sind, stellen sich auch die Mutterzellen der reduzierten Spaltöffnungen in der Gleitzone ein. Sie gleichen zu Beginn auffällig den Initialen der Verdauungsdrüsen (Fig. 33), nur daß sie sich alsbald in die Breite entwickeln (Fig. 37)

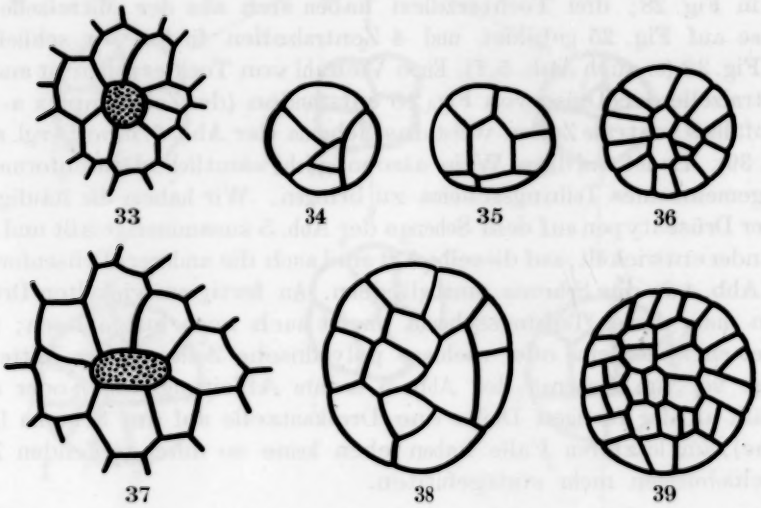


Abb. 6. Fig. 33 und 37, Spaltöffnungsmutterzellen der Gleitzone. Fig. 37, älteres Stadium; Chloroplasten eingezeichnet. Fig. 34—36, 38 und 39, verschiedene Entwicklungsstufen der Honigdrüsen des Deckels in Aufsicht, die demselben Teilungsschema folgen wie die Verdauungsdrüsen. Alle Figuren 340mal.

und ovale Umrißformen annehmen. Sie sind von den jungen Anlagen der Drüsen leicht durch ihren Chloroplastenreichtum zu unterscheiden. Betrachten wir nun zunächst junge Nektardrüsen im Oberflächenschnitt, so fällt uns sofort auf, daß sie demselben Teilungsschema folgen wie die Verdauungsdrüsen (Fig. 34—36 und 38, 39). Sie müssen also ebenso wie die Drüsen der Verdauungszone ihren Anfang aus einer einzigen Epidermiszelle nehmen. Wie aber stellt sich die Entwicklungsgeschichte der Honigdrüsen im Schnitt betrachtet dar? Als erstes Anzeichen der Drüsenbildung nehmen wir auf der inneren Epidermis des Deckels Unebenheiten wahr, die durch stärkeres Heranwachsen bestimmter subepidermaler und der darüber liegenden epidermalen Zellen hervorgerufen werden (Fig. 40), während die Epidermiszellen der Einsenkungen besonders kurz bleiben. Auf diese Weise entstehen kleine Grübchen in der Epidermis, deren randliche Überwallungen sich später zum Deckel der Nektardrüsen entwickeln. Am Grunde der Vertiefungen erkennt

man endlich eine Zelle, die meist etwas plasmareicher und ein wenig über das Niveau der anderen erhaben erscheint. Diese Zelle teilt sich alsbald durch eine Antiklinalwand auf (Fig. 41); weitere Antiklinalteilungen folgen. In diesem Stadium fallen bereits einige wenige unter der epidermalen Drüsenanlage befindliche subepidermale Zellen durch ihren Plasmareichtum und die Kerngröße auf (Fig. 41); die darüberliegenden Epidermiszellen zeichnen sich jedoch zunächst noch durch größeren Plasmareichtum und stärkere Färbbarkeit vor den subepidermalen aus; auf die letzteren greifen nun die Antiklinalteilungen über (Fig. 42). Konnten wir also vorhin beim Entstehen der Verdauungsdrüsen mit aller Deutlichkeit beobachten, daß sich die erste Drüsenanlage über die Epidermis erhebt, so müssen wir bei Entwicklung der Honigdrüsen als ersten Unterschied hervorheben, daß sich hier die Drüsenbildung durch eine Einsenkung in der Epidermis manifestiert. Als zweiten Gegensatz zur Entwicklung der Verdauungsdrüsen können wir nun bei den Honigdrüsenanlagen feststellen, daß die ersten Periklinalteilungen *nicht* in der Epidermis, sondern in der ersten subepidermalen Schicht auftreten (Fig. 43 und 44). Wie bei den Anlagen der Verdauungsdrüsen schreitet auch hier die Teilungstätigkeit der Zellen von der Mitte gegen die Randzellen hin fort. Auf diese Weise wurde nun die Subepidermis innerhalb der Drüsenanlage in zwei Schichten zerlegt und so eine dreistöckige Drüse aufgebaut. Weitere Periklinalteilungen treten jetzt an der Drüsenbasis dadurch ein, daß ein neuer Teilungsimpuls in den nach innen abgeteilten Tochterzellen der subepidermalen Schicht einsetzt, wodurch vier Etagen von Zellen gebildet werden, die der künftigen Drüse angehören (Fig. 45). Dabei bleiben die Randzellen zunächst wiederum häufig frei von Periklinalteilungen. Die neugebildeten Zellen zeichnen sich vor den übrigen Zellen der anschließenden Gewebe vorerst noch durch ihre geringe Größe aus. Während dieser Wachstumsvorgänge sind nebenher auch immer noch Antiklinalteilungen in allen Schichten der Drüse möglich, doch wird die Teilungstätigkeit in den oberen Schichten früher eingestellt als an der Basis. Auch eine dritte periklinale Aufteilung der innersten Drüsenschicht kann gelegentlich beobachtet werden, so daß dann fünf Etagen von Drüsenzellen übereinander zu liegen kommen (Fig. 46); ja sogar eine sechste Zellschicht kann durch weitere Aufteilung gebildet werden. Eine Übersicht über eine erwachsene Drüse vermittelt Fig. 47. Gelegentlich treten auch Periklinalteilungen in den Randzellen der ersten sezernierenden Schicht auf, eine Besonderheit der *Hookeri*-Bastarde. Man kann also auch bei Entstehung der Honigdrüsen des Deckels ein Fortschreiten der Teilungstätigkeit der Zellen von außen nach innen, d. h. von der Epidermis gegen das Mesophyll zu, feststellen. Auch in diesem Stadium fallen die Zellen der Drüse durch ihre Kerngröße, ihren Plasmareichtum und die daraus

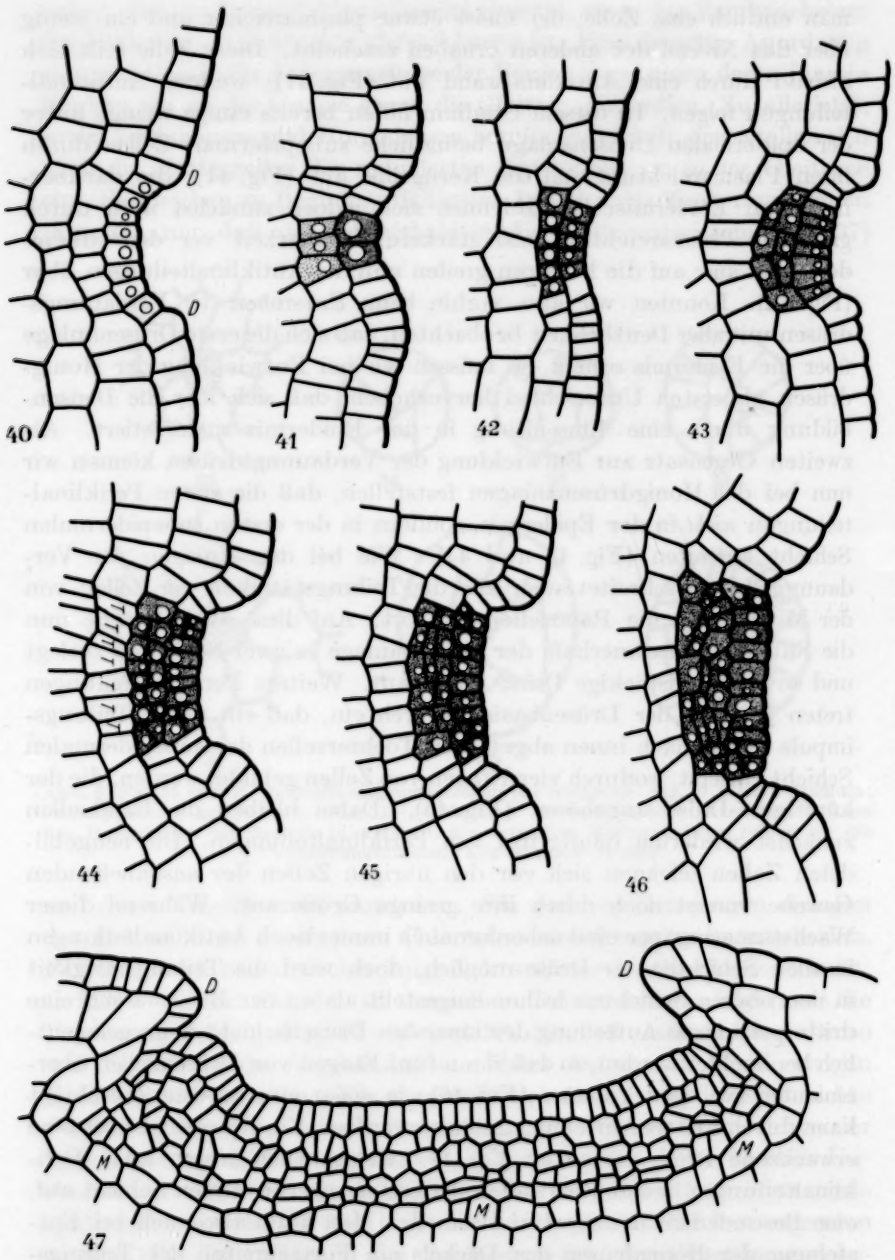


Abb. 7. Einzelne Entwicklungsstadien von Honigdrüsen des Deckels im Längs- bzw. Querschnitt. Fig. 40, Grubenbildung in der Epidermis. Fig. 41, junge Drüsenanlage; die epidermalen Zellen plasmareicher als die subepidermalen. Die Initialzellen der Drüse wurden erst durch einige wenige Antiklinalteilungen zerlegt. Fig. 42, etwas größere Drüsenanlage, durch weitere Antiklinalteilungen in Epidermis und erster subepidermaler Schicht

resultierende leichtere Tingierbarkeit mit Farbstoffen auf. Da im Bereich der Drüsenanlage die Zellen der Epidermis lediglich Antiklinalteilungen durchmachen, während die Periklinalteilungen fast ausschließlich auf die erste subepidermale Schicht beschränkt bleiben, so folgt daraus, daß sich die *Honigdrüsen des Deckels zum größten Teil aus subepidermalem Gewebe* zusammensetzen, im Gegensatz zu den Verdauungsdrüsen der Urne, die rein epidermale Entstehung aufweisen. Nur die äußerste sezernierende Schicht der Honigdrüsen wird demnach aus epidermalem Gewebe gebildet, die übrigen sezernierenden Schichten sowie die Mittelschicht dagegen völlig aus subepidermalem Gewebe aufgebaut. Auch an fast fertig entwickelten Drüsen ist dies noch leicht erkennbar; die Mittelschicht liegt immer auf Höhe der ersten subepidermalen Zellage und steht mit der Epidermis nicht in direkter Verbindung.

4. Vergleich mit den Kragenranddrüsen.

Damit ist erwiesen, daß sich die Honigdrüsen des Deckels auf ganz ähnliche Weise entwickeln wie die Nektardrüsen des Kragenrandes. Wie nämlich bereits STERN nachweisen konnte, beteiligen sich an der Bildung der Kannendrüsen außer der Epidermis hauptsächlich subepidermale Schichten. Zwar behauptete noch MACFARLANE, auch die Honigdrüsen des Kannenrandes entstünden rein epidermal. Dementgegen hielt aber bereits HEIDE die Angaben MACFARLANES nicht für recht glaubwürdig, und STERN, der selbst eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen durchführte, kam zu dem Resultat, daß lediglich die Außenschicht der Drüse epidermalen Ursprungs ist. Er schreibt wörtlich: „An ganz jungen Stadien sieht man einige Epidermiszellen sich etwas stärker hervorwölben und vergrößern (Fig. 29). Das unter ihnen befindliche Gewebe der Randwucherung ist sehr protoplasmareich und in lebhafter Teilung begriffen. In späteren Stadien schreiten diese Teilungen fort, die Epidermiszellen verlängern sich immer mehr, so entsteht ein nach außen vorspringender Zellkomplex, der sich auch nach innen ziemlich weit erstreckt (Fig. 30). Mit der weiteren Vergößerung des Randauswuchses geht auch die Teilung des unter der drüsigen Epidermis gelegenen Gewebepolsters weiter. Die in der Mitte liegenden Zellen strecken sich zu ihrer etwas prosenchymatischen Form, und schließlich erscheinen die erwähnten Kutinisierungen, die die Drüse vom Gewebe des Randes abheben und die Radialwände der Außenschicht bedecken."

gegliedert. Fig. 43, dreistöckige Drüsenanlage, entstanden durch Periklinalteilungen in der subepidermalen Schicht. Fig. 44, die Periklinalteilungen schreiten von der Mitte gegen die Randzellen fort. *T* = Tracheiden. Fig. 45, weitere perikline Teilungen sind in den Balsalzellen der Drüse zu erkennen. Fig. 46, vierstöckige Drüse. Fig. 47, vollentwickelte Honigdrüse, aus 6 Zelletagen durch Periklinalteilungen in der Subepidermis gebildet; nur die oberste Etage entstand aus der Epidermis. *M* = Mittelschicht. Fig. 40—42 und Fig. 44 mit 46, Längsschnitte; Fig. 43 und 47, Querschnitte. Drüsenzellen in Fig. 41—46 punktiert. Sämtliche Figuren 227mal.

Nach STERN stellen demnach die Honigdrüsen des Kragenrandes Bildungen dar, „an denen die Epidermis nur eine Schicht bildet, während der übrige Drüsenkörper vom Binnengewebe geliefert wird." In neuester Zeit hat LLOYD noch einmal zu diesem Problem Stellung genommen und behauptet, entgegen den Feststellungen STERNs gefunden zu haben, daß auch die Kragenranddrüsen reine Epidermisgebilde darstellten: „As to the origin of the marginal nectar glands, these too have been regarded by MACFARLANE as of epidermal origin, but STERN has maintained that they have two centers of origin, the deeper portion of the gland being of mesophyll, and only the upper portion of epidermal origin. I have examined *N. ampullaria*, the species that STERN worked with, and the evidence favors a doctrine of uniformity, that they are of wholly epidermal origin. The presence of the limiting layer seems to be decisive evidence." Wahrscheinlich hat auch LLOYD nicht genügend junge Stadien betrachtet. Meine eigenen Untersuchungen decken sich jedenfalls völlig mit den Beobachtungen STERNs. Nach Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Deckel- und Kragendrüsen von *Nepenthes* gewinnt nun auch die Erwartung an Wahrscheinlichkeit, daß einerseits die Honigdrüsen der Deckel- und Kragenzone und andrerseits diejenigen der Petala einheitlichen Entwicklungsprinzipien unterliegen. Nebenher kann noch erwähnt werden, daß die *Hookeri*-Bastarde aus dem Gewächshaus des Münchner Botanischen Gartens ein sehr heterogenes Material darstellen. Unter anderem variierte die Größe der Drüsen bei einzelnen Individuen sehr stark. In wenigen Fällen fanden sich auch Honigdrüsen auf der Deckeloberseite. Bei einer Pflanze konnte sogar beobachtet werden, daß die Honigdrüsen des Deckels ausnahmsweise vor den Verdauungsdrüsen ausdifferenziert wurden. Bei manchen Exemplaren konnte man schlechthin ein „luxurierendes" Drüsenwachstum feststellen (Fig. 47), das sich in ganz besonderer Drüsengröße und speziellem Zellenreichtum der Drüsen ausdrückte. Nach mündlichen Mitteilungen von KANDLER und SCHMIDEDER ist trotz der Größe der Drüsen bei *Hookeri*-Bastarden eine herabgesetzte Enzymproduktion zu beobachten. Wahrscheinlich sind alle diese Tatsachen darauf zurückzuführen, daß die Pflanzen infolge ihrer Bastardnatur Störungserscheinungen aufweisen.

5. Phylogenetische Ableitung.

Sowohl STERN als DAUMANN knüpften an die anatomische Betrachtungsweise der *Nepenthes*-Drüsen phylogenetische Spekulationen. STERN untersuchte zusätzlich die Entwicklungsgeschichte der Hydathoden von *Nepenthes* und kam zu dem wichtigen Resultat, daß sie grundsätzlich anders entstehen als die Honig- und Verdauungsdrüsen dieser Pflanze. Während nämlich die Hydathoden jenem Entwicklungstyp angehören, bei dem die erste Teilungswand *periklin* gerichtet ist, werden die ersten

Teilungswände bei Nektar- und Verdauungsdrüsen *antiklin* angelegt (Unterscheidung nach NETOLITZKY). Bei den Hydathoden wird also die Ursprungszelle in eine Basalzelle und eine Scheitelzelle zerlegt; die weitere Wandbildung scheint dann — nach den Abbildungen STERNs zu schließen — *akropetal* zu erfolgen. Gerade das Gegenteil ist aber bei Entwicklung der Nektar- und Verdauungsdrüsen der Fall. Wie oben mitgeteilt, findet sich bei diesen eine basipetal fortschreitende Teilungstendenz vor. Dementgegen will DAUMANN eine phylogenetische Zusammengehörigkeit zwischen den Hydathoden STERNs, die DAUMANN ebenfalls als Nektarien bezeichnet, und den eingesenkten Nektarien der Petala gefunden haben: „So ist es schon nach rein morphologischen Merkmalen möglich, eine ununterbrochene Übergangsreihe von eingesenkten, vielzelligen Drüsenkörpern zu nicht eingesenkten, wenigzelligen Haaren festzustellen, wenn man von der Mitte der Oberseite eines Perianthblattes gegen dessen Rand hin untersucht." Das mag rein morphologisch-anatomisch betrachtet nicht ausgeschlossen sein, vom ontogenetischen Standpunkt aus ist diese Anschauung aber nicht vertretbar, so wie auch DAUMANN selbst zugibt, keine diesbezüglichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen unternommen zu haben. In einen direkten Zusammenhang sind Hydathoden und Nektarien bei *Nepenthes* jedenfalls nicht zu bringen.

STERN brachte in seiner phylogenetischen Ableitung Nektar- und Verdauungsdrüsen in Beziehung zueinander. Nachdem er irrtümlicherweise die Entwicklungsgeschichte dieser beiden Drüsengebilde für übereinstimmend hielt, entschloß er sich für eine phylogenetische Ableitung der Verdauungsdrüsen von den Nektarien. „Da nun Nektardrüsen etwas im Pflanzenreiche weit verbreitetes sind, Verdauungsdrüsen aber eine spezielle Anpassung, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Nektardrüsen die phylogenetisch älteren sind. Um uns nun das Zustandekommen der Insektivorie bei *Nepenthaceen* verständlich zu machen, werden wir annehmen müssen, daß zunächst außer auf den Petalen Nektardrüsen auch auf den Laubblättern aufgetreten sind, um Insekten anzulocken. Durch die klebrige Beschaffenheit des Sekretes werden zunächst rein zufällig kleine Insekten festgehalten worden sein und dadurch war, wie beim *Pinguicula*-Typus, die Möglichkeit zu einer weiteren Ausbildung der Insektivorie gegeben." Diese von GOEBEL herrührende Deutung der Insektivorie ist auf entwicklungsgeschichtlicher Basis ebenso wenig brauchbar wie die DAUMANNsche Ableitung. Nektar- und Verdauungsdrüsen entwickeln sich nun einmal grundsätzlich verschieden. Insoferne an der Bildung der Deckelnektarien in der Hauptsache subepidermale Schichten beteiligt sind, könnte man sie (mit FENNER) sogar als „Emergenzen" bezeichnen, was jedoch der wahren Bedeutung dieses Wortes widerspricht, da sie im Gegenteil in Grübchen

eingesenkt sind. Unterzieht man aber Nektar- und Verdauungsdrüsen einem ontogenetischen Vergleich, so muß man doch wohl die Verdauungsdrüsen, die rein epidermale Bildungen darstellen, als den „primitiveren" Typus betrachten; dagegen erscheinen die Nektardrüsen, bei denen die Hauptteilungstätigkeit in tiefere Schichten unter der Epidermis verlagert wird, als abgeleitetere Formen. Es wäre daran zu denken, sie — in Anlehnung an die Bezeichnungsweise bei MAYEWSKI, der zwischen poils épidermiques und poils composés unterscheidet — als zusammengesetzte Drüsen den epidermalen Verdauungsdrüsen gegenüberzustellen[1]. Nachdem die rein epidermalen Drüsenbildungen im allgemeinen sicherlich den phylogenetisch älteren Typus darstellen, könnte man auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse höchstens folgern, daß sich bei *Nepenthes* die Nektar- aus den Verdauungsdrüsen entwickelt hätten, zumal die ersteren in das Blattgewebe versenkt sind. Für diese Annahme würde sogar noch der Umstand sprechen, daß sie auch zeitlich *nach* der Bildung der Verdauungsdrüsen angelegt werden. An Blatt- und Stengeldrüsen von *Nepenthes* kann übrigens eine noch stärkere Einsenkung als bei den Honigdrüsen des Deckels beobachtet werden. Ein ontogenetischer Vergleich der Nektardrüsen von *Nepenthes* läßt sich meiner Ansicht nach nur mit den Drüsenköpfchen von *Drosera* und *Drosophyllum* durchführen. Auch hier beteiligt sich die Epidermis nur an der ersten sezernierenden Schicht, während alle anderen Elemente, so die zweite sezernierende Schicht und die Mittelschicht Produkte der Subepidermis darstellen. Das Bemerkenswerte ist dabei allerdings, daß sich auch noch Zellen der Epidermis an der Bildung der Mittelschicht beteiligen, wenn auch in untergeordneter Rolle. Die Drüsenköpfchen von *Drosera* und *Drosophyllum* stellen nun tatsächlich „Emergenzen" in des Wortes rechter Bedeutung dar. Die Tatsache, daß sich auch subepidermale Schichten am Drüsenaufbau beteiligen, ist übrigens nicht einzig dastehend bei den Insektivoren. Ähnliches konnte AUFRECHT bereits 1891 an Nektarien von *Ricinus communis* feststellen, sowie SCHWENDT (1907) bei den Nektardrüsen von *Acacia cornigera*.

Aus der ontogenetischen Betrachtung dieser Drüsengebilde läßt sich wenigstens soviel entnehmen, daß auf verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Wegen anatomisch völlig übereinstimmende Bildungen hervorgebracht werden können. Es ist hier also der bemerkenswerte Fall verwirklicht, daß sich anatomisch einheitliche Gewebekörper wie die Drüsen sowohl der Anlage nach als auch in ihrer späteren physiologischen Funktion voneinander unterscheiden. Eine klare phylogene-

[1] „Conformément à la définition nouvelle il faudra diviser les poils en deux groupes: au premier appartiendront les poils formés de cellules épidermiques seulement (poils épidermiques); à la seconde, les poils formés de cellules de l'épiderme et du parenchyme sous-épidermique (poils composés)."

tische Stufenleiter geht wohl aus der histogenetischen Untersuchung nicht hervor. Wahrscheinlich lassen sich bei *Nepenthes* aus der Entwicklungsgeschichte der Drüsen nicht ohne weiteres phylogenetische Konstruktionen ableiten.

Zusammenfassung.

1. Die Verdauungsdrüsen von *Nepenthes* werden einer histogenetischen Prüfung unterzogen; sie stellen rein epidermale Bildungen dar und entwickeln sich aus einer einzigen Epidermiszelle, deren Aufteilung nach einem ganz bestimmten Schema erfolgt.

2. Entgegen der Auffassung sämtlicher Autoren schlagen die Honigdrüsen des Deckels von *Nepenthes* einen von dem der Verdauungsdrüsen grundsätzlich verschiedenen Entwicklungsgang ein: Bei ihnen hat lediglich die äußerste sezernierende Schicht epidermale Herkunft, während die übrigen sezernierenden Schichten sowie die Mittelschicht sämtlich aus der ersten *subepidermalen Zellschicht* hervorgehen. Der Hauptanteil der Drüse, die bis zu 6 Zellschichten erreichen kann, besteht somit im Gegensatz zu den Verdauungsdrüsen aus subepidermalem Gewebe.

3. Ein folgerichtiger Vergleich der Nektardrüsen von *Nepenthes* kann demnach nur mit den Drüsenköpfchen von *Drosera* und *Drosophyllum* durchgeführt werden, die — im Gegensatz zu den eingesenkten Nektarien von *Nepenthes* — in des Wortes wahrer Bedeutung Emergenzen darstellen, an deren Aufbau sich ebenfalls in der Hauptsache subepidermale Gewebe beteiligen.

4. Die Kragenranddrüsen von *Nepenthes*, die gleichfalls als Nektarien fungieren, stimmen in ihrer Entwicklungsweise grundsätzlich mit der der Deckeldrüsen überein, indem sie sich vornehmlich aus subepidermalen Zellschichten zusammensetzen. Die Drüsen gleicher Funktion weisen demnach auch eine gleichgerichtete Histogenese auf, woraus geschlossen wird, daß auch die Nektardrüsen der Petala sich ähnlich entwickeln könnten.

5. Der Typus der Verdauungsdrüsen, die sich lediglich aus Epidermisgewebe zusammensetzen, wird als die primitivere Drüsenform betrachtet und ihr der „zusammengesetzte" Typus der Honigdrüsen als abgeleitet gegenübergestellt.

6. Die phylogenetischen Spekulationen von Stern und Daumann werden auf Grund der Entwicklungsgeschichte abgelehnt.

7. Bei *Nepenthes* ist somit der bemerkenswerte Fall verwirklicht, daß anatomisch vollkommen übereinstimmende Drüsenkörper sich sowohl der Anlage nach als auch in ihrer späteren physiologischen Funktion wesentlich voneinander unterscheiden.

Literatur.

Daumann, E.: Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien. I. Beih. bot. Cbl., Abt. I **47**, 1 (1931). — Fenner, C. A.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora (Jena) **93**, 335 (1904). — Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Leipzig 1896. — Heide, F.: Observations on the corrugated rim of *Nepenthes*. Bot. Tidsskr. **30**, 133 (1910). — Korthals, P.W.: Over het geslacht *Nepenthes*. Verhandelingen over de naturlijke geschiedenis der nederlandschen overzeesche bezittingen. Botanie. Leiden 1839—42. — Lloyd, F.E.: The carnivorous plants. Waltham 1942. — Macfarlane, J. M.: Observations on Pitchered Insectivorous Plants. II. Ann. of Bot. **7**, 403 (1893). — Mayewski, M.P.: Evolution des barbules du *Begonia manicata*. Bull. Soc. imp. Moscou, 2. Teil, **42**, 241 (1873). — Meyen, F. J. F.: Über die Sekretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. — Netolitzky, F.: Die Pflanzenhaare. In Handbuch der Pflanzenanatomie, I. Abt., 2. Teil: Hautgewebe. Bd. IV. Herausgeg. von K. Linsbauer, Berlin 1932. — Oudemans, C. A. J. A.: De Bekerplanten. Album der Natuur 1863. — Stern, K.: Beiträge zur Kenntnis der *Nepenthaceen*. Flora (Jena) **109**, 213 (1917).— Treviranus, L. C.: Z. Physiol. **3**, 78 (1829). — Wunschmann, E.: Über die Gattung *Nepenthes*, besonders in Rücksicht auf ihre physiologische Eigenthümlichkeit. Diss. Berlin 1872.

Die Originalarbeiten von Korthals, Meyen und Treviranus waren mir leider nicht zugänglich.

Dr. Ingrid Roth,
Bot. Inst. d. Universität, München 38, Menzingerstr. 67.

Planta, Bd. 43, S. 379—392 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Aachen.

MIKROSKOPISCHER NACHWEIS VON AMYLOSE UND AMYLOPEKTIN AM STÄRKEKORN SOWIE ZWEIER TYPEN VON STÄRKEKÖRNERN *.

Von

A. Th. Czaja.

(Eingegangen am 16. Januar 1954.)

I. Einleitung.

Die schon seit Carl Nägeli (1858) und Arthur Meyer (1895) bekannten beiden Komponenten im Stärkekorn werden nach dem Vorschlag von L. Maquenne und E. Roux (1904) als Amylose und Amylopektin bezeichnet. Sie befinden sich nach neueren Anschauungen im nativen Stärkekorn mit geordneten Molekülen in bestimmter Packung. Die Amylopektinmoleküle sind in den konzentrischen Schichten in Netzen angeordnet, welche durch kristalline Partien zusammengehalten werden. Diese hängen wiederum durch Molekülfäden zusammen. In den Maschen der Netze befinden sich die Amylosekristallite. Beim Quellen lösen sich die Kristallite, welche die verzweigten Amylopektinmolekeln zusammenhalten, teilweise auf. Dadurch wird das Netzwerk aufgeweitet, die Stärkekörner schwellen zu großen Blasen auf, welche mit Amylose angefüllt sind (K. H. Meyer 1948). Nach Hilbert und Macmasters (1946) u. a. müssen abgesehen von dem Gehalt an Begleitstoffen nach den wechselnden Mengen an den beiden wesentlichen Bestandteilen folgende Sorten von Stärkekörnern unterschieden werden.

1. *Wurzel-, Knollen-* und *Rhizomstärken* mit etwa 17—22% Amylose, z. B. Kartoffel-, Tapioca- u. a. Stärke;

2. *Getreidestärken* mit etwa 25—29% Amylose, z. B. Weizen-, Mais- u. a. Stärken;

3. *Stärke der Lilienknolle (Lilium spec.)* mit etwa 34% Amylose;

4. *Stärke der runzeligen Gartenerbse* mit etwa 75% Amylose;

5. *Wachs- oder glutinosa-Getreidestärken* enthalten keine Amylose, sondern nur Amylopektin, z. B. *Sorghum vulgare glutinosum, Oryza sativa glutinosa, Panicum miliaceum candidum glutinosum* u. a.

Die weitaus meisten Stärken enthalten sowohl Amylose wie auch Amylopektin. Beide Fraktionen stellen je für sich wesentliche Bestandteile der Stärkekörner dar. Sie sind nach verschiedenen Methoden aus verkleisterter Stärke zu gewinnen. Im nativen Stärkekorn liegt das

* 12 Mikrofarbphotos hierzu in: Czaja, Farbphotographische Stärkestudien, Photographie und Forschung Bd. 6, 1954 (im Druck).

Gemisch beider Substanzen vor, welches mittels der Jodstärkereaktion erfaßt und sichtbar gemacht werden kann. Die Tatsache aber, daß sich das Stärkekorn tatsächlich aus zwei in ihrem Verhalten beträchtlich voneinander abweichenden Substanzen aufbaut, ist bislang nur analytisch zugänglich.

Nach Gatin-Gruzewska (1908) wird die Stärke in 1% Natronlauge verquollen, neutralisiert und in viel Wasser suspendiert. Nach 24 Std haben sich die Amylopektinbälge abgesetzt, während im überstehenden Wasser die Amylose gelöst bleibt. Durch Abzentrifugieren können die beiden Fraktionen getrennt werden.

Haworth (1946) verkleistert Stärke in kochendem Wasser und rührt diese noch 30 min bei 100° C. Nach dem Abkühlen wird Thymol bis zur Sättigung eingerührt (0,13%); der Thymol-Amylose-Komplex fällt dann aus. Die abzentrifugierte Flüssigkeit wird im Vakuum eingeengt und mit gleichem Volumen absolutem Alkohol versetzt, worauf das Amylopektin ausfällt.

Nach Schoch (1941/42) wird entfettete Stärke mit 50 Tln. neutralem Wasser und 5 Tln. Butanol 2 Std lang auf 109° C im Autoklaven erhitzt. Nach Zusatz von 2 Tln. Isoamylalkohol fällt beim Abkühlen die schwer lösliche Amylose-Butanol-Additionsverbindung aus. Das Amylopektin bleibt in Lösung.

In allen diesen Verfahren handelt es sich um größere Lösungs- bzw. Kleistermengen, aus denen die Stärkekomponenten getrennt gewonnen werden. Es sollte nun versucht werden, diese zwar nur qualitativ, dafür aber nebeneinander und nach Möglichkeit am Stärkekorn selbst nachzuweisen.

II. Der mikroskopische Nachweis von Amylose und Amylopektin am verkleisterten Stärkekorn.

Wie verschiedene Vorversuche ergaben, ist zum mikroskopischen Nachweis der beiden wesentlichen Stärkekomponenten nebeneinander in sehr verdünnten Stärkekleistern analytische Trennung nicht notwendig. Dieser ist vielmehr in einem gewöhnlichen Präparat schon mit Hilfe eines modifizierten Jodreagens möglich und sehr eindrucksvoll zu gestalten. Je nachdem, ob der Nachweis an Stärken aus frischen Organen (Knollen, Rhizomen, Wurzeln u. a., Samen und Früchten) geführt werden soll, oder an getrockneten, ausgeschlämmten Stärken (Kartoffel-, Mais- u. a. Stärken) ist die Herstellung des Kleisters dazu etwas verschieden.

1. Etwa 30 Stückchen von 0,5 cm^3 Größe aus einer gut gewaschenen und geschälten Kartoffel werden in einem kleinen Erlenmeyerkölbchen mit 50 cm^3 dest. Wasser auf kleiner Flamme oder auf einem Elektrobrenner gerade bis auf 60° C erhitzt und sofort auf Zimmertemperatur

abgekühlt. Die aus dem Gewebe freigewordenen Stärkekörner befinden sich verkleistert im Wasser.

2. Eine „Messerspitze" voll trockener Stärke wird in einem kleinen Erlenmeyerkölbchen mit 30 cm³ dest. Wasser gerade bis auf 90° C erhitzt und sofort auf Zimmertemperatur abgekühlt.

Zum guten Ausfall der Reaktionen sind besonders die Mengen und die sehr genaue Einhaltung der Erhitzungstemperaturen, sowie das sofortige Abkühlen auf Zimmertemperatur erforderlich.

Bei der genannten Kleisterbereitung platzen die Stärkekörner und die Amylose geht in Lösung, während die entleerten Hüllen der Körner im Kleister suspendiert bleiben. Zum sichtbaren mikroskopischen Nachweis wird die leichte Fällbarkeit der Amylose, z. B. durch Salzlösungen, herangezogen. 2—3 cm³ des sehr verdünnten Kleisters werden in einer kleinen Porzellanschale mit wenigen Tropfen eines Jodreagens versetzt und verrührt, welches 0,5 g metallisches Jod und 2,5 g Jodkalium gelöst in 100 cm³ gesättigter Kochsalzlösung (etwa 26,5%) enthält.

Der Kleister färbt sich sofort nach Zugabe des Reagens blau. Beim Umschütteln bzw. Rühren flockt er jedoch rasch mit mehr oder minder groben schwarzen Flocken aus. Dabei muß die überstehende Flüssigkeit farblos werden. Bleibt diese blau, so entfärbt sie sich bei vorsichtigem Zusetzen von weiterem Reagens und Umschütteln vollends. Bei Überschuß an Jodreagens wird die Flüssigkeit leicht grün, was durch tropfenweise Zugabe von Kleister ausgeglichen werden kann. Von den sich absetzenden Flocken wird mittels einer Pipette mit weiter Öffnung ein Tropfen auf den Objektträger gebracht, möglichst ohne die Flocken zu zerteilen. Im Mikroskop sieht man dann bei intensiver künstlicher Beleuchtung besser als bei Tageslicht die rein blau gefärbten Amyloseflocken in der Umgebung der rotvioletten bis weinroten Amylopektinbälge der verkleisterten Stärkekörner.

Die verschiedenen trockenen Stärken verhalten sich — soweit bislang untersucht — bei diesem Vorgang völlig übereinstimmend. Die Farbe des Jodamylopektins der von mir untersuchten Kartoffel-, Mais- und Reisstärke ist fast ausgesprochen rotviolett, bei Weizenstärke gelegentlich mehr weinrot. Die unterschiedlichen Bedingungen im mikroskopischen Präparat nehmen leicht Einfluß auf den Farbton des Jodamylopektins.

III. Die Farbe der Jodstärkereaktion.

Zur genaueren Charakterisierung der im folgenden geschilderten Präparationen muß kurz auf die Farbe bzw. Farbnuance der Jodstärkereaktion eingegangen werden. Die verschiedenen Lehrbücher geben fast durchweg gleichlautend an: Stärke (d. h. Stärkekörner) färbt sich mit Jod blau, später schwarz. E. Strasburger (Das botanische

Praktikum, 4. Aufl., 1902, S. 90) spricht dagegen von „veilchenblauer" Färbung der Stärkekörner, wenn Jodsplitter in den Beobachtungstropfen zwischen die Stärkekörner eingestreut werden. H. Molisch (Mikrochemie der Pflanze, 3. Aufl., 1923, p. 386) nennt die Färbung der Stärkekörner mit verdünnten Jodlösungen „indigoblau". Auch C. Nägeli (1858) hat die Jodfärbung der Stärkekörner besonders in verdünnten Reagenslösungen als „Indigo", besser noch als „schmutziges Indigo" bezeichnet.

Für gewöhnlich wird die Jodreaktion mit dem Jodjodkaliumreagens ausgeführt, welches 1 g Jod in 0,5 g (Strasburger), 2,0 g (Lugol) oder 5,0 g (Molisch) Jodkalium auf 100 cm^3 Wasser enthält oder mit der auf 300 cm^3 verdünnten Lugolschen Lösung (DAB6), seltener mit Jodwasser. A. Meyer (1895) gibt an, daß nur eine völlig mit Jod gesättigte Lösung als Stärkereagens zweckmäßig ist.

Wie die folgenden Ausführungen zeigen werden, hat für die Stärkeuntersuchung eine sehr verdünnte Jodlösung in Form von Jodwasser oder Verdünnungen davon sehr aufschlußreiche Ergebnisse geliefert. Wie wenig zutreffend die übliche Farbangabe einer Blaufärbung für die Jodreaktion der Stärkekörner ist, zeigt in besonders auffälliger Weise folgendes Beispiel. Kartoffelstärkekörner („Kartoffelmehl") und Maisstärke werden etwa zu gleichen Teilen gemischt und eine kleine Menge davon wird auf dem Objektträger mit einem kleinen Tropfen gesättigtem Jodwasser verrührt. Wenn das Verhältnis von Stärkemenge und Jod geeignet getroffen worden ist (d. h. nicht zuviel Stärke verwendet wurde), dann erscheinen die Kartoffelstärkekörner rotstichig blau gefärbt („Indigoblau"), während die Maisstärkekörner rotviolett sind. Von Blaufärbung schlechthin kann dabei keine Rede sein. Diese beiden Farbtöne können bei größerer oder geringerer Jodmenge intensiver oder schwächer ausfallen, grundsätzlich aber ändert sich dadurch nichts. Die gleichen Färbungen treten auch auf, wenn statt des Jodwassers stärker verdünnte Jodjodkaliumlösung (0,5 g Jod, 1,0 g Jodkalium, 600 cm^3 Wasser) Verwendung findet.

Dieses unterschiedliche färberische Verhalten von Kartoffel- und Maisstärkekörnern gegen Jodwasser ist aber nicht auf diese beiden Stärkesorten begrenzt. Die Prüfung einer größeren Anzahl verschiedener Stärken hat vielmehr ergeben, daß sich diese in 2 Gruppen gliedern lassen, von denen die eine das Verhalten der Kartoffelstärke *(Kartoffelstärkegruppe)* zeigt, während die andere aber dasjenige der Maisstärke erkennen läßt. Diese letztere soll aus praktischen Gründen aber als *Weizenstärkegruppe* bezeichnet werden (dazu S. 387). In Tabelle 1 sind diese beiden Stärkegruppen — soweit bisher untersucht — aufgeführt.

Tabelle 1.

I. Kartoffelstärkegruppe.

Kartoffelstärke (Knolle), frisch und getrocknet;
Marantastärke *(Maranta arundinacea* L.*)* Arrowroot, getrocknet;
Cannastärke *(Canna indica* L.*)*, Knolle, frisch;
Batatenstärke *(Dioscorea batatas* Decne*)* Knolle, frisch;
Arumstärke *(Arum maculatum* L.*)*, Knolle, frisch;
Pterisstärke *(Pteris aquilina* L.*)*, Rhizom, frisch;
Irisstärke *(Iris germanica* L.*)*, Rhizom, frisch;
Ranunculusstärke *(Ranunculus bulbosus* L.*)*, Knolle, frisch;
Curcumastärke *(Curcuma domestica* Val.*)*, getrocknet.

II. Weizenstärkegruppe.

Weizenstärke, getrocknet;
Roggenstärke, getrocknet;
Gerstenstärke, getrocknet;
Haferstärke, getrocknet;
Maisstärke, getrocknet;
Reisstärke, getrocknet;
Milostärke, getrocknet *(Andropogon Sorghum* L.*)*, Brot;
Buchweizenstärke, getrocknet;
Bohnenstärke (Bohnenmehl), getrocknet;
Erbsenstärke (Erbsenmehl), getrocknet;
Pfefferstärke *(Piper nigrum* L.*)*, getrocknet;
Roßkastanienstärke *(Aesculus hippocastanum* L.*)*, getrocknet;
Eßkastanienstärke *(Castanea sativa* Mill.*)*, getrocknet;
Bananenstärke *(Musa paradisiaca* L.*)*, frisch.

IV. Der Nachweis von Amylose und Amylopektin am nichtverkleisterten Stärkekorn.

Es erhebt sich nun die Frage nach der Ursache der verschiedenen Färbung der Stärkekörner in den beiden aufgestellten Gruppen. Nach K. H. Meyer und P. Bernfeld (1948) gilt für den Aufbau der Stärkekörner folgendes. Die Schichten der Stärkekörner bestehen aus Amylose- und Amylopektinmolekülen, „die durch gittermäßig geordnete Partien (Fransenmicelle) netzartig zusammengefügt sind. Die Kristallite hängen ihrerseits wiederum durch Molekülfäden zusammen, da die Amylopektinmolekeln sich durch mehrere kristalline Bereiche hindurchziehen können. Beim Quellen schmelzen nun nacheinander diese Fransenmicellen auf oder besser sie lösen sich in Wasser; der netzartige Zusammenhalt wird aber doch durch einzelne übrigbleibende Fransenmicellen aufrechterhalten — bis er in überhitztem Wasser völlig verlorengeht.“ Die Amylopektinmolekeln bilden also die Struktur des Netzes. Entsprechend ihrer verschiedenen Größe (z. B. bei Kartoffelstärke größer als bei Maisstärke) vermag sich das Netz eines Stärkekornes verschieden weit auszudehnen, ohne völlig zu zerfallen. Darauf beruht die Bildung der Hüllen oder Bälge.

Entsprechend der angegebenen Struktur muß das native Stärkekorn aus abwechselnd aufeinanderfolgenden und einander mehr oder weniger durchdringenden Amylose- und Amylopektinschichten bestehen. Die Amylopektinschicht ist dabei jeweils nach außen gelegen. Die beiden Stärkekomponenten müßten daher auch am nativen Stärkekorn mittels der Jodreaktion nachzuweisen sein, wenn es gelänge, beide einzeln zu erfassen.

Diese Forderung läßt sich unschwer erfüllen. Es genügt z.B. bei den Körnern der Kartoffelstärke durch mechanische Beschädigung die Kontinuität der äußeren Hülle so weit aufzuheben, daß der innere Teil mehr oder weniger freigelegt wird und mit dem Jodreagens in Berührung gelangt. Derartige Beschädigungen sind folgendermaßen leicht hervorzurufen. Eine kleine Menge Stärke wird auf dem Objektträger mit einem quer abgeschliffenen Glasstab, welcher senkrecht gehalten wird, verrieben. Je nach der Dauer des Verreibens wird dabei nur ein Teil der Stärkekörner beschädigt, während die übrigen — zum Vergleich — intakt bleiben, außerdem können die Beschädigungen mehr oder weniger durchgreifend erfolgen.

Beobachtet man nun nebeneinander zwei Präparate auf weißem Untergrund, von denen das eine intakte Stärkekörner in gesättigtem Jodwasser enthält, während im anderen die in Jodwasser verrührte Kartoffelstärke — erst nach einigem Liegen und mehrmaligem Verrühren, damit das Jod in der Lösung erschöpft wird — in der beschriebenen Weise verrieben wird, so erkennt man schon makroskopisch deutlich die Umfärbung der Stärke von rotstichig blau (intakte Körner) nach reinblau (Amylosefärbung, beschädigte Körner). Die mikroskopische Prüfung ergibt denn auch eindeutig, daß sämtliche beschädigten Stärkekörner rasch zu größeren Gebilden aufquellen von leuchtend reinblauer Färbung. Die noch intakten Körner zeigen nach wie vor die bekannte rotstichig blaue Farbe („schmutzig indigoblau").

Zieht man in Rücksicht, daß nach Abschnitt II, S. 381 der rotviolette Amylopektinbalg des Kartoffelstärkekorns von der reinblauen Amylose nach der Kochsalz-Jodjodkalium-Reaktion getrennt sichtbar gemacht werden kann, so ist die rotstichig blaue Jodfärbung des intakten Kornes als Additionsfärbung (Überlagerungsfärbung) aufzufassen. Die im Inneren des Kartoffelstärkekornes reinblau gefärbte Amylose wird durch die rotviolette Amylopektinhülle gesehen. Es resultiert daraus die charakteristische rotstichig blaue Färbung (Indigoblau nach Molisch). Es ist selbstverständlich, daß die Erkennung der Feinheiten der Entstehung dieser Färbung *nur* bei Verwendung verdünnter Jodlösungen möglich ist.

Weiterhin muß erwähnt werden, daß das Auftreten der rein blauen Amylosereaktion am mechanisch verriebenen Kartoffelstärkekorn weit-

aus intensiver erfolgt, wenn die Stärkekörner trocken verrieben und dann mit Jodwasser angerührt werden, als wenn die mit Jodwasser gefärbten Stärkekörner nach Erschöpfung der Jodlösung nachträglich verrieben werden. Das rührt her von der sehr viel stärkeren Adsorptionsfähigkeit der freiliegenden Amylose für Jod in Konkurrenz mit dem wesentlich schwächer adsorbierenden Amylopektin. Im ersteren Fall reißt die freiliegende Amylose sofort das gesamte Jod an sich, das Amylopektin bleibt praktisch ungefärbt; im zweiten Falle erhält die Amylose das Jod nur unter Kontrolle durch das Amylopektin.

Dieser Auffassung liegt also die Tatsache zugrunde, daß die Kartoffelstärkekörner in gesättigtem Jodwasser wie auch in verdünnten Jodjodkaliumlösungen *durchgefärbt* werden, d. h. bei Berührung der Körner mit der Jodlösung erfolgt momentan die Aufnahme des Jods sowohl in die Amylopektinhüllen, wie auch in die im Inneren vorhandenen Amyloseschichten. Die stark Jod adsorbierende Amylose der Kartoffelstärke ist also in jedem Falle an der Jodaufnahme in das intakte Stärkekorn beteiligt. Dafür spricht auch, daß in Mischung mit anderen Stärkekörnern (z. B. mit Maisstärke, S. 382) die Kartoffelstärke stets die stärkste Jodaufnahme zeigt.

Führt man dagegen die Jodreaktion mittels Jodwasser mit Mais-, Weizen- oder entsprechenden Stärkesorten der Weizenstärkegruppe durch, so zeigt sich, wie schon auf S. 382 mitgeteilt, rotviolette Farbreaktion der Körner. Man erkennt deutlich, daß die so gefärbten Körner durchsichtig bis stark durchscheinend sind, wenn z. B. einige übereinander liegen oder wenn es sich um die stark kantigen Vollkörner aus dem Hornendosperm vom Mais handelt. Diese Jodfärbung wird besonders augenfällig, wenn man die Körner der Weizengruppe mit solchen der Kartoffelgruppe mischt und bei guter künstlicher Beleuchtung z. B. mit den modernen Mikroskopierlampen der Firmen *Leitz* oder *Zeiss* oder deren Einbauleuchten untersucht. Bei Tageslicht kann der Unterschied der Färbungen schon einmal übersehen werden, besonders dann, wenn diese dunkler ausfallen. Zur Prüfung verschiedener Stärkesorten mischt man die entsprechenden mit Kartoffel- bzw. Mais- oder Weizenstärke, um dann an benachbart liegenden Körnern die unterschiedliche Färbung einwandfrei erkennen zu können. Besonders erleichtert wird die sichere Feststellung der Farbdifferenzen bei Benutzung des neuartigen Kondensors der Firma E. Leitz „*Variocolor*" zum Forschungsmikroskop „Ortholux". Dieser Kondensor ermöglicht die Untersuchung der Objekte in fast monochromatischem Licht verschiedener Spektralbezirke. Durch geeignete Einstellung (für Maisstärke neben Kartoffelstärke z. B. auf 20^0 bzw. 200^0) kann die Eigenfarbe der einen — hier der rotvioletten — Stärke rein optisch vertieft werden, so daß die Farbdifferenz gegen die andere Stärkesorte noch vergrößert wird.

Es fragt sich nun, wie die abweichende Färbung der Stärkekörner der Weizengruppe mittels der verdünnten Jodlösungen zustande kommt. In Analogie zu den Untersuchungen an den verkleisterten Stärkekörnern könnte man vermuten, daß die rotviolette Färbung eine reine Amylopektinfärbung darstellt. Ist das richtig, dann müssen die Stärkekörner außerdem auch noch Amylose enthalten, denn dafür ist abgesehen von allen anderen Beweisen schon auf S. 381 an den verkleisterten Stärkekörnern nochmals der Beweis erbracht worden. Es wurden daher die Stärkekörner vom Mais, Weizen und den übrigen auf S. 383 genannten Pflanzen in gleicher Weise mit einem abgeschliffenen Glasstab verrieben, wie das für Kartoffelstärke beschrieben wurde. Werden trockene native Stärkekörner der Weizengruppe mechanisch beschädigt und dann mit gesättigtem Jodwasser verrührt, so tritt augenblicklich intensive reinblaue Jodfärbung auf. Damit ist aber auch der Beweis für zwei Tatsachen erbracht: 1. daß nämlich die rotviolette bis weinrote Färbung der Stärkekörner der Weizengruppe in der Tat nur eine reine Amylopektinfärbung darstellt, obwohl diese Körner auch Amylose enthalten, und zwar mit 25—29% noch mehr als die Kartoffelstärkekörner mit 17—22%; 2. ist die äußere Amylopektinhülle dieser Stärkekörner für Jod in Lösung undurchlässig[1]. Nur die beschädigten Körner dieser Stärkegruppe zeigen von der Zugabe der Lösung an auch die blaue Amylosefärbung. Diese Körner sind dann aber nicht mehr durchsichtig, sondern mit blauem bis fast schwarzem Inhalt erfüllt.

Die Undurchlässigkeit der äußeren Amylopektinhülle für Jodlösung läßt sich auch noch auf andere Art beweisen. Wenn nämlich nur die äußere Amylopektinschicht Jod aufgenommen hat, dann darf bei der Zertrümmerung dieser gefärbten Stärkekörner — wenn in der umgebenden Lösung das Jod vollständig erschöpft ist — keine blau gefärbte Amylose sichtbar werden. Verreibt man aber rotviolett gefärbte Mais- oder Weizenstärkekörner (oder andere der Gruppe) — nachdem man einwandfrei festgestellt hat, daß kein freies Jod mehr in der umgebenden Lösung anwesend ist —, so beobachtet man schon makroskopisch, daß sich die zu verreibende Stärkemasse milchig aufhellt und nur noch eine geringe violette Färbung zeigt, ganz im Gegenteil zu den Präparaten, welche schon vor der Färbung verrieben wurden, oder zu den Präparaten mit Stärken der Kartoffelgruppe. Gibt man nachträglich wieder Jod hinzu, so tritt intensive Blaufärbung auf.

V. Diskussion.

Die Möglichkeit, an den verkleisterten Stärkekörnern Amylose neben Amylopektin mikroskopisch nachzuweisen mittels der bekannten und

[1] Das heißt, sie nimmt selbst zwar Jod auf, läßt dieses aber nicht an die Amylose gelangen.

für die beiden Komponenten spezifischen Jodreaktionen, hat grundsätzlich schon C. Nägeli (1858, S. 191) in seinen umfangreichen Untersuchungen über die Stärkekörner gesehen. Er gibt dort folgendes an: „Wenn man Kartoffelstärkekörner durch feuchte Wärme, Alkalien oder Säuren aufquellen läßt und den dadurch entstandenen Kleister mit Jod färbt, so geschieht es zuweilen, daß derselbe abwechselnd blau und schmutzigviolett erscheint. Bei genauer Untersuchung findet man, daß die violetten oder weinroten Partien von den membranartigen Hüllen oder äußersten Schichten, die blauen aber von der inneren Substanz der Körner herstammen, welche beim Aufquellen aus den geplatzten Hüllen heraustritt und dann in der Flüssigkeit flockenartig verteilt oder auch gelöst ist." Nägeli hat auch klar erkannt, daß die Amylose ein wesentlich stärkeres Adsorptionsvermögen für Jod besitzt, als das Amylopektin, wenn ihm auch die Begriffe und der Chemismus der beiden Stärkekomponenten in der damaligen Zeit noch unbekannt sein mußten. Auch in den analytischen Untersuchungen z. B. von Gatin-Gruzewska (1908) und zahlreichen anderen sind die Tatsachen enthalten, allerdings nur in den getrennten Fraktionen. Frey-Wyssling (1952) bestätigt diese ebenfalls wieder.

Die eingangs geschilderte Vereinigung des Fällungsmittels für die Amylose mit dem Jodreagens stellt den Nachweis der beiden Komponenten im mikroskopischen Präparat nebeneinander an der durch Hitze vorsichtig verkleisterten Stärke neben den Nachweis der Stärke mit Jod überhaupt.

Die Unterscheidung von zwei Gruppen von Stärkekörnern ist in botanischer Hinsicht neu, besonders in bezug auf das Verhalten bei der Jodreaktion. In der physikalischen und Kolloidchemie werden seit langem zwei solche Gruppen unterschieden, zum Teil auch noch eine Zwischengruppe auf Grund der dort gefundenen Daten. Von M. Samec, M. Minaeff und N. Ronzin (1924) stammt die Aufstellung einer *Kartoffelstärkegruppe*, d. h. der Stärken aus wasserreichen Pflanzenorganen, in denen sich die Stärkekörner langsam bilden sollen, und einer *Weizenstärkegruppe*, zu der die Gramineenstärken und vielleicht auch diejenigen einiger anderen Pflanzen gehören sollen. Bei diesen wird raschere Entwässerung der Stärkekörner angenommen. Naray-Szabo (1928) unterschied eine Kartoffel- und eine Reisstärkegruppe. Die Einteilung der Stärken in diese beiden Gruppen erfolgte im wesentlichen auf Grund der Eigenschaften der Amylopektine und der Röntgenspektren der Körner. Nach J. R. Katz und van Itallie (1930), welche noch eine Zwischengruppe aufstellten, zeigen die Stärkekörner von Weizen, Roggen, Hafer, Mais und Reis das A-Spektrum, in welchem Ring 1 fehlt und der Ring 6 einfach ist. Die Stärkekörner aus den Knollen der Kartoffel und von *Canna indica*, sowie aus den Samen der Roßkastanie zeigen

das B-Spektrum, in welchem der Ring 1 vorhanden, der Ring 6 aber doppelt ausgebildet ist. Die Stärkekörner der Knollen von *Maranta arundinacea*, *Manihot utilissima*, aus dem Mark von *Metroxylon* und der Frucht von *Musa paradisiaca* ergeben ein C-Spektrum, in welchem der Ring 1 vorhanden und der Ring 6 einfach ist. „Typisch für das B-Spektrum ist ferner, daß das Spektrum schärfer, die Linien schmäler sind als bei einem A- und C-Spektrum; auch sind die peripheren Interferenzen besser sichtbar" (Samec, 1941). Trotz des Auffindens der Zwischengruppe von Stärkekörnern halten Samec und Mitarbeiter die beiden von ihnen aufgestellten bei. Diese unterscheiden sich besonders durch die Bindung des Phosphors. Bei der Kartoffelstärke liegt nach Posternak (1933, 1935) Veresterung der Glucose mit Phosphorsäure vor, bei den Getreidestärken dagegen sind Phosphatide anwesend. Ein weiterer wesentlicher Unterschied liegt im Verhalten der Amylopektine beider Gruppen. „Die Konsistenz ist beim *Kartoffeltypus* gelatinös, stark zügig, beim *Weizentypus* dünn pastös, nicht zügig; der Aspekt: beim Kartoffeltypus klar, durchsichtig, farblos; beim Weizentypus undurchsichtig, milchig-weiß" (Samec 1943, S. 483). Die Stärken mit den B- und C-Spektren stimmen in anderen Eigenschaften mehr oder weniger überein, während sie denjenigen mit den A-Spektren (Weizenstärkegruppe) scharf gegenüberstehen.

Die beiden Gruppen von Stärkekörnern nach Samec und Katz (1933) decken sich keineswegs genau mit den oben aufgeführten. Die Weizenstärkegruppe enthält nur Gramineenfrüchte, während die Kartoffelstärkegruppe neben Rhizom- und Knollenstärken auch einige Samenstärken umfaßt. Es kann hier nicht entschieden werden, worauf diese Unterschiede beruhen, zumal unbekannt ist, ob es sich dabei um frisch bereitete oder schon länger getrocknete Stärken gehandelt hat. Verschiedenes Verhalten hat sich besonders auch durch den letzteren Umstand gelegentlich bei meinen Untersuchungen gezeigt.

Für die Deutung der Verschiedenheiten der Röntgenspektren (A-, B- und C-Spektrum) der Stärkekörner überhaupt ist es nach Samec und Katz wichtig, daß alle Stärken nach dem Lösen oder Verkleistern beim Altern ein B-Spektrum bekommen. „Wir haben daher die Stärken mit dem B-Spektrum überall dort zu erwarten, wo der gelösten oder gequollenen Stärke Zeit genug zur Verfügung steht, diese gittermäßige Ordnung zu erreichen, also in wasserreichen Speicherorganen. Die Immobilisierung der Stärke denken wir uns in solchen Organen sowohl durch die normale Aggregation (welche namentlich bei der „Amyloamylose" zum Ausdruck kommt und erfahrungsgemäß zum B-Spektrum führt) als auch durch Verkopplung mit Phosphorsäure erfolgt. Die letztere Art der Immobilsierung umfaßt namentlich die Erythroform, welche bei ihrer geringen Aggregationstendenz sonst erst nach sehr

starkem Wasserabwandern ausfallen würde. Wir finden in wasserreichen Organen tatsächlich viel veresterte Phosphorsäure, wodurch die Säuerung des Mediums erhöht wird und der Einfluß der H-Ionen auf die Zustandsänderung des Kolloids zur Geltung kommt.

Bei den Gramineen (und vielleicht auch noch bei einigen anderen Pflanzenarten) erscheint die Immobilisierung vor allem durch normale Aggregation der Amylokörper beim Wasserabwandern zu erfolgen; außerdem könnte man an eine Coacervation mit N- und P-haltigen Begleitstoffen und möglicherweise an die Mitwirkung von Kieselsäure denken. Infolge des anscheinend rasch sich vollziehenden Prozesses steht für die Ausbildung des B-Spektrums nicht die nötige Zeit zur Verfügung, auch ist die Temperatur eine höhere. Die Kopplung mit Phosphorsäure tritt in den Hintergrund, der Phosphor bleibt im N-haltigen Anteil inaktiviert, weswegen das Milieu neutral bleibt.

Samec und Katz (1933) stellen als sicheres Ergebnis ihrer gesamten Untersuchungen heraus, „daß die bisher untersuchten Stärkearten mit A-Spektrum ganz andere elektrochemische Eigenschaften des Amylopektins aufweisen, als die sämtlichen untersuchten Stärkearten mit B- und C-Spektrum."

„Vielleicht soll man aber das Ergebnis lieber so formulieren, daß die *Stärke aus Gramineen* dadurch von der Stärke anderer Pflanzen abweicht, daß sie gleichzeitig ein A-Spektrum und ein nur schwach saures Amylopektin ergibt."

Es ist noch fraglich, ob die von jenen Autoren ermittelten Verschiedenheiten der Stärkekörner zu dem differentiellen Verhalten bei der Reaktion mit sehr verdünnten Jodlösungen in direkter Beziehung stehen, obwohl der ausgesprochene Gegensatz zwischen der *Kartoffelstärke* und einigen anderen Vertretern dieser Gruppe und den *Gramineenstärken* und einigen anderen Frucht- und Samenstärken, sowohl röntgenspektrographisch, elektrochemisch in bezug auf die Bindung des Phosphors und die Eigenschaften der jeweiligen Amylopektine, auch in ihrem oben aufgezeigten Verhalten bei der Reaktion mit sehr verdünnten Jodlösungen zum Ausdruck kommt. Daß von Samec und Katz und anderen Autoren gewisse Abweichungen innerhalb der Gruppierung entsprechend den verschiedenen Eigenschaften gefunden worden sind und solche auch bei der Jodreaktion auftreten, dürfte nur ein Beweisumstand mehr sein für die sehr unterschiedliche Konstitution der Stärkekörner verschiedener Pflanzentypen und Organe. Nach Samec (1941) stehen viele Stärken in bezug auf die Eigenschaften des Amylopektins zwischen den beiden genannten Extremen.

Es erscheint aber durchaus möglich, daß sich durch nachträgliches Trocknen einzelne Stärken auch verändern können. Die Stärkekörner

des frischen *Iris*-Rhizoms z.B. zeigen das gleiche Verhalten wie diejenigen der Kartoffelknolle. Andererseits verhielten sich die Stärkekörner des gepulverten Rhizoms *(Rhizoma Iridis pulv.)* nach dem Weizenstärketyp. Über das Alter des benutzten Pulvers war nichts bekannt. Es wurde auch beobachtet, daß die frischen Roßkastanien entnommenen Stärkekörner sich mit Jodwasser wie Kartoffelstärkekörner anfärben, während eine vorhandene Probe Roßkastanienstärke sich wie Weizenstärke verhielt. Kartoffelstärke dagegen zeigt frisch aus der Knolle entnommen das gleiche Verhalten gegenüber Jodwasser wie eine beliebige Kartoffelstärke des Handels.

Das Trocknen der Stärken und die damit verbundenen Änderungen der Röntgenspektren haben besonders Katz und Derksen (1930) eingehend untersucht. Sie fanden, daß nach Wiederaufnahme von Wasser allein die Weizenstärke das ursprüngliche A-Spektrum wieder erhält.

Die bislang unbekannte Tatsache, daß verdünnte Jodlösungen nicht durch die äußere Amylopektinhülle der intakten Stärkekörner bis zur Amylose in der Weizenstärkegruppe vordringen können, steht in Einklang mit der schon von Krabbe (1890) getroffenen Feststellung, daß auch das Eindringen von Diastase in die Stärkekörner auf Schwierigkeiten stößt. Ähnliches Verhalten wie Jodlösungen zeigen auch die Lösungen basischer Farbstoffe. So färben sich z.B. Kartoffelstärkekörner und andere der gleichen Gruppe leicht an, während Weizen-, Mais- und entsprechende andere Stärken die Farbstoffe nicht aufnehmen.

Rote Stärkekörner.

Nägeli (1858) machte zuerst aufmerksam auf Stärkekörner, im Samenmantel von *Chelidonium majus*, welche sich mit Jod abweichend von den übrigen Stärken rot oder ähnlich färben. Diese und andere Befunde hat A. Meyer (1886) zusammenfassend mit eigenen Beobachtungen behandelt und in seiner Monographie (1895) wiederum dargestellt. Unter diesen von Meyer als anomal bezeichneten Stärken sind sicher verschiedenartige zusammengefaßt. Den größten Teil seiner Untersuchungen widmete er der *glutinosa*-Varietät von *Sorghum vulgare* und *Oryza sativa*. Inzwischen ist bekanntgeworden, daß die *glutinosa*-Varietäten in ihren Stärkekörnern nur Amylopektin enthalten, keine Amylose, daher die rotviolette Jodfärbung. Von den übrigen Stärken habe ich nur diejenige aus den Zellen des Samenmantels von *Chelidonium majus* nachuntersucht. Sie ergibt mit Jodwasser rotviolette Färbung und wird verrieben reinblau. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß auch die anderen Beispiele von Rotfärbung der Stärkekörner auf die gleiche Weise zu erklären sind. Auch bei anderen Stärken, welche für gewöhnlich die schmutzig indigoblaue Färbung mit Jodwasser

zeigen, kommen gelegentlich Körner vor, welche abweichend rotviolette Reaktion ergeben. Bei der Kartoffelstärke habe ich im Verlaufe der Untersuchungen mehrfach bei der Anfärbung mit Jodwasser auch vereinzelte rotviolette Körner beobachtet.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Es wird eine Methode beschrieben, nach der bei eben verkleisterter Stärke die beiden Komponenten Amylose und Amylopektin mit Jodjodkalium in gesättigter Kochsalzlösung im mikroskopischen Präparat mit der für sie charakteristischen Jodfärbung nebeneinander nachgewiesen werden können.

2. Bei Verwendung von gesättigtem Jodwasser lassen sich die Stärkekörner verschiedener Pflanzen in zwei Gruppen anordnen, je nach deren Verhalten gegenüber verdünnten Jodlösungen.

a) *Die Kartoffelstärkegruppe.* Kartoffel-, Maranta-, Canna-, Batatenund andere Stärke. Diese Stärkekörner nehmen das Jod mit rotstichig blauer Farbe auf. Die Färbung setzt sich zusammen aus der blauen Jodamylosefarbe und der rotvioletten Jodamylopektinfarbe, d. h. diese Stärkekörner sind ganz durchgefärbt.

b) *Die Weizenstärkegruppe.* Weizen-, Roggen-, Gersten-, Mais-, Reis-, Bohnen-, Erbsen-, Roßkastanien- und andere Stärke. Diese Stärkekörner nehmen das Jod mit durchsichtig bis durchscheinend rotvioletter Farbe auf, d. h. es färbt sich am intakten Korn nur die äußere Amylopektinhülle, während die im Inneren vorhandene Amylose ungefärbt bleibt. Am intakten Korn dieser Stärken dringt das Jod nicht bis zur Amylose vor.

3. Nach mechanischer Verletzung der Körner der Weizenstärkegruppe gelangt das Jod (Jodwasser) auch bis an die Amylose.

4. Unter Verwendung von Jodwasser oder stark verdünnter Jodjodkaliumlösung ist der mikroskopische Nachweis von Amylose und Amylopektin auch am nichtverkleisterten Stärkekorn möglich.

Literatur.

Gatin-Gruzewska, Z.: Sur la composition du grain d'amidon. C. r. Acad. Sci. Paris **146**, 540 (1908). — Haworth, W. N., S. Prat and P. E. Sagrott: A new method for the separation of the amylose and amylopectin components of starch. Nature (Lond.) **157**, 19 (1946). — Heynes, K.: Die neueren Ergebnisse der Stärkeforschung. In Die Wissenschaft, Bd. **13**. Braunschweig 1949. — Hilbert, G. E., and M. M. McMasters: Pea starch, a starch of high amylose content. J. of Biol. Chem. **162**, 229 (1946). — Maquenne, L., et E. Roux: Sur la constitution, la saccharification et la rétrogradation des empois de fécule. C. r. Acad. Sci. Paris **140**, 1303 (1905). — Meyer, A.: Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895. — Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben. Ber. dtsch. bot. Ges. **4**, 337 (1886). — Meyer, K. H., und P. Bernfeld: Neuere

Untersuchungen über Stärke II. Melliand Textilber. **29**, 165 (1948). — Meyer, K. H., W. Brentano u. P. Bernfeld: Recherches sur l'amidon. II. Sur la non-homogénéité de l'amidon. Helvet. chim. Acta **23**, 845 (1940). — Molisch, H.: Mikrochemie der Pflanze. 3. Aufl. Jena 1923. — Nägeli, C.: Die Stärkekörner. Zürich 1858. — Naray-Szabo, St. v.: Liebigs Ann. **465**, 299 (1928). — Posternak, Th.: Sur le phosphore de la fécule de pommes de terre. C. r. Acad. Sci. Paris **197**, 1157 (1933). — Sur le phosphore des amidons. Helvet. chim. Acta **18**, 1351 (1935). — Samec, M.: Die neuere Entwicklung der Kolloidchemie der Stärke. Dresden u. Leipzig 1941. — Samec, M., u. J. R. Katz: Zur Einteilung der Stärkearten in Gruppen nach dem Röntgenspektrum und nach den Eigenschaften des Amylopektins. Z. physik. Chem., Abt. A **163**, 291 (1933). — Samec, M., u. R. Klemen: Studien über Pflanzenkolloide. XXVIII. Eigenschaften verschiedener Stärkearten. Kolloidchem. Beih. **33**, 254 (1931). — Samec, M., M. Minaeff u. N. Ronzin: Studien über Pflanzenkolloide. XV. Über die aus verschiedenen Stärkearten dargestellten Amylopektine. Kolloidchem. Beih. **19**, 203 (1924). — Schoch, Th. J.: Adv. Carbohydrate Chem. **1**, 247 (1945). — Shimoyama, Y.: Beiträge zur Kenntnis des japanischen Klebreises, Mozigome. Diss. Straßburg 1886.

Prof. Dr. A. Th. Czaja, Aachen,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Planta, Bd. 43, S. 393—410 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ÜBER MUSTERBILDUNG AM SPROSSSCHEITEL DER PHANEROGAMEN*.

I. Mitteilung.

Von

ALFRED BARTHELMESS.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. Dezember 1953.)

Die morphogenetischen und histogenetischen Vorgänge am Sproßscheitel der Phanerogamen haben in den letzten Jahren wieder mehr Beachtung gefunden. Die deskriptive und typologische Behandlung der Organstellungen wurde durch TROLL und Mitarbeiter ergänzt und durch PLANTEFOL um eine weitere Deutungsmöglichkeit der Spiralstellungen erweitert. Von seiten der Chimärenforschung kam die Anregung zu neuerlicher Untersuchung der Histogenese am Scheitel. Die in England besonders gepflegte biometrische Analyse des Wachstumsmodus hat sich ebenfalls der Organstellungen mit neuer kritischer Methode angenommen und die bis dahin als besonders aussichtslos geltenden mikrurgischen Versuche zeigten einige überraschende Erfolge. Schließlich hat die Erforschung der Entwicklungsgeschichte bestimmter Zellmuster (Stomata, Wurzelhaarzellen, Idioblasten verschiedener Art) ganz neue Gesichtspunkte verfügbar gemacht.

Es möchte daher an der Zeit scheinen, eine Synthese dieser Erkenntnisse zu versuchen. Doch zeigt sich dann rasch, wie wenig konvergent sie noch sind. Die Hauptschwierigkeiten scheinen in folgenden Situationen begründet:

1. Die deskriptive Morphologie hat mit einer ziemlichen Fülle von Organstellungen bekanntgemacht. Die Zurückführung der Mannigfaltigkeit auf wenige Grundtypen der Anordnung (sei es mit der typologischen oder der entwicklungsgeschichtlichen Methode) ist noch immer widerspruchsvoll und unvollständig.

2. Bei Vergleich der verschiedenen Organstellungstheorien fällt auf, daß nicht immer klar zwischen dem geometrischen Ortsmuster der Organe am Scheitel und dem Organfeldmuster des Scheitels unterschieden wurde.

3. Die Organstellungstheorien wurden an Knospenquerschnitten, die histogenetischen Theorien an Längsschnitten entwickelt. Die Histogenese des Ortsmusters ist noch immer nicht untersucht.

* Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 70. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

4. Die alten Überlegungen über die Entwicklungsmechanik des Ortsmusters befaßten sich ebenso wie die neueren, aus mikrurgischen Versuchen abgeleiteten Auffassungen meist nur mit der gleichartigen Weiterführung eines schon begonnenen Musters. Ihr Studium erweckt daher nur zu leicht die falsche Vorstellung, daß ein einmal begonnenes Muster absolut prädeterminierend für alle weiteren Prozesse und Musterteile sei. In Wirklichkeit folgen aber am Phanerogamensproß stets mehrere verschiedene Muster aufeinander. Eine Organstellungstheorie muß also die Möglichkeit und den Modus von Übergängen zwischen den einzelnen Mustern ausreichend berücksichtigen.

5. Schließlich beschäftigen sich die Organstellungstheorien fast ausschließlich mit der vegetativen Sphäre, obwohl gerade die Organstellungen in der Blüte ganz besonders vielfältige und eindrucksvolle Beispiele von Musterbildung am Scheitel darstellen. In eine allgemeine Organstellungstheorie muß sich also auch eine Theorie dieser Muster einfügen lassen.

Die folgenden Untersuchungen sollen dazu dienen, die noch bestehenden Lücken zu schließen und die Voraussetzungen für eine Synthese der morphologischen, histologischen und physiologischen Ergebnisse zu schaffen. Dabei dürfte es am zweckmäßigsten sein, die organogene Scheitelgliederung als Musterbildungsvorgang aufzufassen und zur formalen wie kausalen Behandlung von vornherein jene Parameter auszuwählen, die das Ergebnis einfacher, meßbarer physiologischer Grundvorgänge sind. Ferner wird der idiotypische und paratypische Anteil an jedem Musterfaktor zu klären sein.

Die organogene Gliederung des Scheitels als Musterbildung.

CHURCH (1901—1904) hat mit seiner Parastichenlehre in die Diskussion um die Organstellungsprobleme ein Element eingeführt, das zwar eine sehr praktische und völlig eindeutige Klassifizierung der „Organstellungen" erlaubt, merkwürdigerweise aber zugleich das eigentliche Problem der „Stellung", d. h. räumlichen Anordnung, der geometrischen Beziehungen zwischen den Mittelpunkten der Organansatzstellen wieder verschleiert. Dies läßt sich leicht zeigen an Hand der Abb. 1—4. Sie geben, etwas schematisiert, die Querschnittsbilder von 4 Scheitelknospen, die — nach CHURCH — als 4 verschiedene Blattstellungsfälle zu klassifizieren wären: Abb. 1 als Beispiel einer „Stellung" mit „Kontakt (2+3)" (d. h. 2 Parastichen in der einen, 3 in der anderen Windungsrichtung, wobei jedes Organ sowohl seine beiden Nachbarn in der einen wie in der anderen Parastiche mit einer mehr oder weniger breiten Fläche berührt), Abb. 2 als Beispiel einer „Stellung" mit „Kontakt (3+5)", Abb. 3 wäre ein Beispiel für eine Stellung nach Kontakt (5 + 8), Abb. 4 nach Kontakt

(8 + 13). Läßt man aber die Organquerschnitte außer acht und vergleicht man die Muster nur bezüglich der geometrischen Beziehungen der Organmittelpunkte (durch × gekennzeichnet), dann wird sofort deutlich, daß die 4 „Stellungen" hierin völlig übereinstimmen.

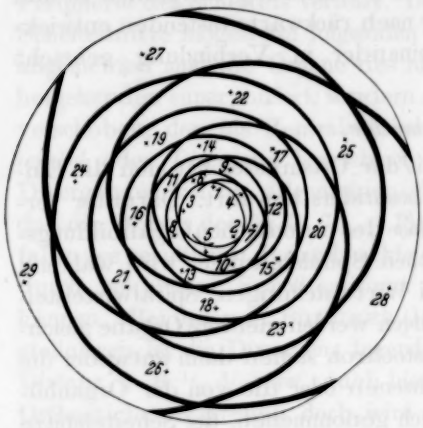


Abb. 1.

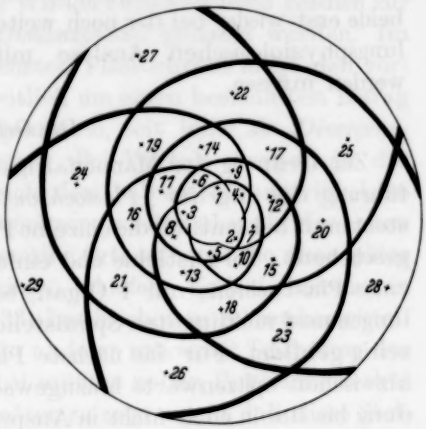


Abb. 2.

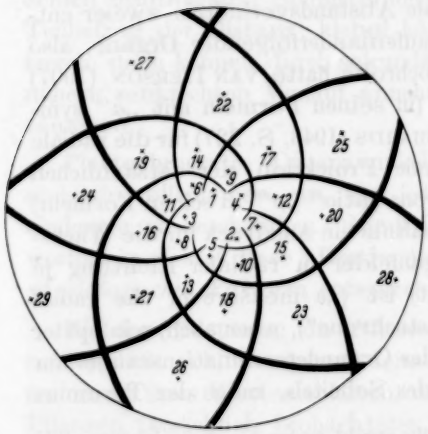


Abb. 3.

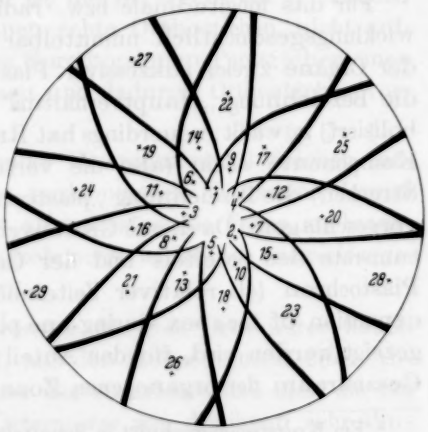


Abb. 4.

Abb. 1—4. Schematische Nachkonstruktionen von Scheitelquerschnitten mit gleichem Ortsmuster (Divergenz 137° 30′ 29″, Plastochronrate $r = 1{,}073$). Durch Verschiedenheit der Organquerschnitte entstehen verschiedene Feldmuster, die sich durch die Zahl der Kontaktparastichen kennzeichnen lassen: Abb. 1: „Kontakt (2 + 3)"; Abb. 2: „Kontakt (3 + 5)"; Abb. 3: „Kontakt (5 + 8)"; Abb. 4: „Kontakt (8 + 13)".

Man muß also klar unterscheiden zwischen einem *Ortsmuster* und einem Muster, das durch die *Form* der Organe — und zwar die Form ihrer Ansatzstelle an der Scheiteloberfläche — entsteht und das man

vielleicht am zweckmäßigsten als *Feldmuster* bezeichnen könnte[1]. Das *Ortsmuster* allein ist aber das, was die übrigen Theorien mit dem Begriff „Organstellung" im engeren Sinne, also Organanordnung, meinen. Wir werden sehen, daß die Unterscheidung von Ortsmuster und Feldmuster auch für die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung unerläßlich ist und beide erst wieder bei der noch weiter nach rückwärts tastenden entwicklungsphysiologischen Analyse miteinander in Verbindung gebracht werden müssen.

Die Ortsmuster.

Zur Ordnung der Mannigfaltigkeit der Ortsmuster hat sich die Einführung des Begriffs „*Plastochron*" besonders bewährt. Darunter versteht man bekanntlich die einzelne Phase des periodischen Organbildungsgeschehens. Bei Distichie und einfachen Spiralstellungen wird während eines Plastochrons nur 1 Organ, bei Wirtelstellungen, Spiralwirtelstellungen und multijugaten Spiralstellungen werden mehrere Organe gleichzeitig gebildet. Für das nächste Plastochron stehen dann entweder die inzwischen spitzenwärts hinzugewachsenen oder die von der Organbildung bis dahin noch nicht in Anspruch genommenen, der Scheitelspitze näher gelegenen Gewebepartien zur Verfügung.

Für das longitudinale bzw. radiale Abstandsverhältnis zweier entwicklungsgeschichtlich unmittelbar aufeinanderfolgender Organe, also der Organe zweier sukzessiver Plastochrone hatte VAN ITERSON (1907) die Bezeichnung „Hauptverhältnis" (in seinen Formeln mit „a" symbolisiert) gewählt; neuerdings hat RICHARDS (1948, S. 227) für die radiale Komponente allein (also die vertikale Projektion der tatsächlichen Strecken) die Bezeichnung „plastochrone-ratio" („r" in seinen Formeln) vorgeschlagen. Da dieses Größenverhältnis ein Ausdruck für die Wachstumsrate des Scheitels und der Organfelder in radialer Richtung je Plastochron (als relativer Zeiteinheit) ist („a measure of the radial expansion of the apex during one plastochrone"), aber auch, wie später gezeigt werden wird, für den Anteil des Organdeterminationsraums am Gesamtraum der organogenen Zone des Scheitels, möge der Terminus

[1] Ein Knospenquerschnitt in Scheitelhöhe ergibt weder ein ganz richtiges Bild des Ortsmusters noch des Feldmusters an der Oberfläche des Sprosses. Durch die Betrachtung senkrecht zur (horizontalen) Schnittfläche wird nur die radiale Komponente des Ortsmusters, nicht aber die longitudinale erfaßt. Das wahre Feldmuster wird dadurch falsch wiedergegeben, daß die jungen Organe nicht auf ihrer ganzen Länge die gleiche Querschnittsform haben (Differenzierung in Spitze, Spreite, Stiel, Blattgrund) und je nach ihrer Entfernung vom Scheitel an ganz verschiedenen Stellen der 4 Zonen getroffen werden. Nur bei sehr flachen Scheiteln können diese Fehler vernachlässigt werden, oder wenn die Organe von der Ansatzstelle bis zur Spitze die gleiche Querschnittsform haben. Doch sind die geometrischen Unterschiede zwischen Oberflächen- und Querschnittsmuster eines Scheitels überschaubar und daher eliminierbar.

im folgenden der Kürze halber mit „*Plastochronrate*" zwar nicht wörtlich, doch sinngemäß übersetzt werden.

In allen Fällen, in denen in einem Plastochron mehr als ein Organ gebildet wird, sind die gleichaltrigen Organe seitlich äquidistant um die Peripherie des Scheitels verteilt. Die Winkel zwischen ihren Radien zur Scheitelmitte mögen im folgenden *Distanzwinkel* genannt werden. Im allgemeinen sind die Organe des nächsten Plastochrons nicht den vorhergehenden superponiert, sondern seitlich um einen bestimmten Betrag verschoben, der, als Zentralwinkel gemessen, seit jeher als *Divergenzwinkel* oder *Divergenz* bezeichnet wird. Bei Wirtelstellungen ist der Divergenzwinkel im allgemeinen gleich dem halben Distanzwinkel, so daß die Organe des 3., 5., 7., ... Plastochrons wieder über die des ersten fallen; es resultieren dadurch echte genuine Orthostichen, die aber später durch sekundäre Sproßtorsionen einen schiefen Verlauf bekommen können. Bei den von BILHUBER (1933) beschriebenen Schraubenwirtelstellungen ist die Divergenz irgendein anderer *rationaler* Teilbetrag der Distanz, z. B. $^1/_3$, $^1/_4$ usw.; auch hierbei müßten neben Parastichen echte Orthostichen entstehen, doch wird später zu zeigen sein, daß diese Stellungen nur modifizierte multijugate Spiralstellungen sind. Bei den echten multijugaten Spiralstellungen ist die Divergenz ein *irrationaler* Teilbetrag der Distanz; hiebei können echte Orthostichen nicht auftreten, doch können durch sekundäre Sproßtorsionen Parastichen einen nahezu senkrechten Verlauf annehmen und dadurch Orthostichen vortäuschen.

Plastochronrate, Distanzwinkel und Divergenzwinkel reichen tatsächlich vollkommen aus, um jedes vorkommende *Ortsmuster* formal eindeutig zu beschreiben. Somit ist als nächstes die Frage zu beantworten, inwieweit diese 3 Bestimmungselemente wirklichen *entwicklungsphysiologischen Faktoren* entsprechen.

Welche Bedeutung die *Plastochronrate* für das Ortsmuster haben müßte, läßt sich, wenigstens formal, aus den Konsequenzen einer Abänderung ihres Wertes ableiten, unter der Annahme, daß sich die bei Pflanzen tatsächlich beobachteten Ortsmuster wie die ihnen sehr ähnlichen geometrischen Figuren (Netze aus bestimmten Anzahlen sich schneidender logarithmischer Spiralen) verhalten.

In Abb. 5 ist ein und dasselbe Parastichenpaar aus einem Stellungssystem mit Divergenz 137,5° und Kontakt (5 + 8) bei 3 verschiedenen Plastochronraten dargestellt. Man sieht, daß mit fallender Rate vergleichbare Parastichen immer flacher werden bzw. ihr (exoskoper) Schnittwinkel größer wird. Damit ändert sich zugleich kontinuierlich die Form der „Maschen" eines solchen Netzes, also der „*Musterfelder*" bzw. Organfelder, somit insgesamt das Feldmuster.

In Abb. 6—8 ist außer der Divergenz auch der Parastichenschnittwinkel, also die Musterfeldform gleich gehalten. Solche Muster lassen sich nicht mehr mit jeder beliebigen Plastochronrate konstruieren, sondern nur noch mit einigen bestimmten Werten. Es ergibt sich dabei ein sprunghafter Wechsel in der Zahl der Kontaktparastichen, und zwar treten links- und rechtsläufige Parastichen immer in Zahlen auf, die

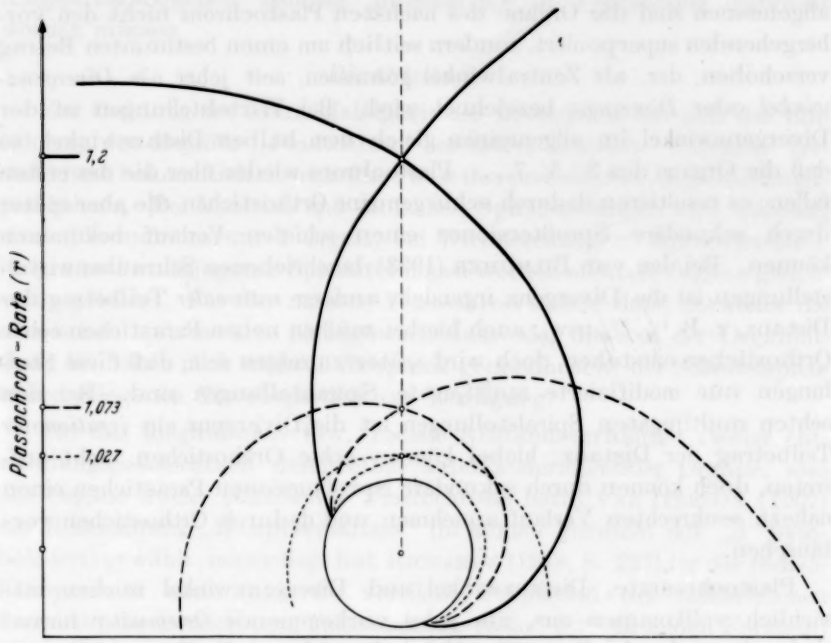


Abb. 5. Abhängigkeit der Steilheit und des Schnittwinkels zweier Parastichen von der Plastochronrate.

2 aufeinanderfolgende Glieder der zu dem betreffenden Divergenzwinkel gehörenden Fibonacci-Reihe darstellen. Mit fallender Rate werden immer höhere Parastichenzahlen und Kontakte der betreffenden Reihe realisiert. Zugleich wird das innerste Musterfeld immer kleiner im Vergleich zum „leeren" Zentralfeld, bzw. dieses relativ immer größer im Vergleich zum Musterfeld.

Die Sprünge im Anstieg der Parastichenzahlen in Abb. 6—9 sind ziemlich groß. Versucht man sie zu unterteilen, so zeigt sich, daß das unmöglich ist, wenn Musterfeldform *und* Divergenz beibehalten werden sollen; eines von beiden muß sich ändern. Läßt man die erstere konstant, so müßten vermittelnd Parastichenpaare anderer Fibonacci-Reihen, ja Stellungssysteme mit ganz anderen Symmetrieverhältnissen auftreten, was gleichbedeutend mit einem Wechsel in der Divergenz wäre. Zwischen einem Ortsmuster mit (3 + 5) Kontaktparastichen (Abb. 7) und

einem solchen mit Kontakt (5 + 8) (Abb. 8) vermitteln z. B. Muster mit (4 + 5), (5 + 6), (5 + 7), (3 + 7) und (4 + 7) Kontaktparastichen, die Spiralstellungen mit den Divergenzwinkeln 77,95°, 66,08°, 151,14°,

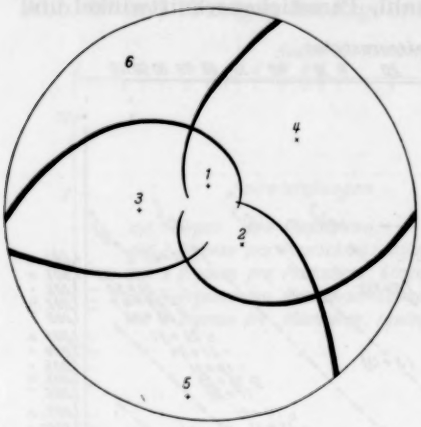


Abb. 6.

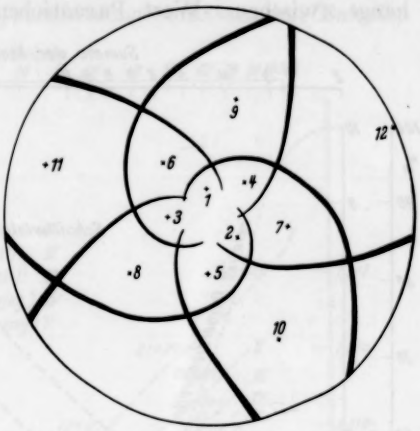


Abb. 7.

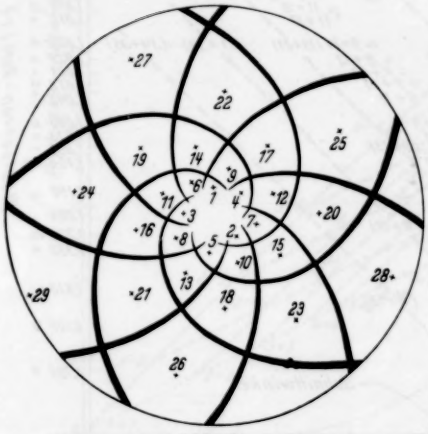


Abb. 8.

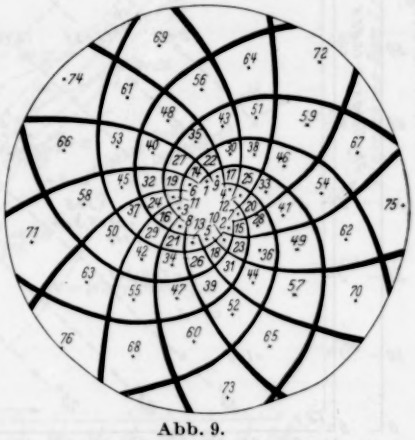


Abb. 9.

Abb. 6—9. Schematische Nachkonstruktionen von Scheitelquerschnitten mit gleicher Musterfeldform (Schnittwinkel der Kontaktparastichen 90°) und gleicher Divergenz (137° 30′ 29″), aber verschiedener Plastochronrate. Abb. 6: $r = 1{,}610$, Kontakt (2 + 3); Abb. 7: $r = 1{,}204$, Kontakt (3 + 5); Abb. 8: $r = 1{,}073$, Kontakt (5 + 8); Abb. 9: $r = 1{,}027$, Kontakt (8 + 13).

106,45° und 99,5° entsprechen, ferner Muster mit Kontakt (3 + 6) und (4 + 8) [trijugate bzw. quadrijugate Abwandlungen der Spiralstellung mit Kontakt (1 + 2) und Divergenz $\frac{137{,}5^0}{3}$ bis $\frac{137{,}5^0}{4}$], Kontakt (4 + 6) [bijugate (2 + 3)-Stellung mit Divergenz $\frac{137{,}5^0}{2}$], sowie das Muster mit (5 + 5) Kontaktparastichen, das eine Wirtelstellung mit 5 Organen je Plastochron und folglich Divergenz 36° darstellt.

Die Plastochronrate würde damit als der gemeinsame bestimmende Entwicklungsfaktor für das Orts- und Feldmuster erscheinen. Diese Konsequenz wird noch besonders deutlich, wenn man die Zusammenhänge zwischen *r*-Wert, Parastichenzahl, Parastichenschnittwinkel und

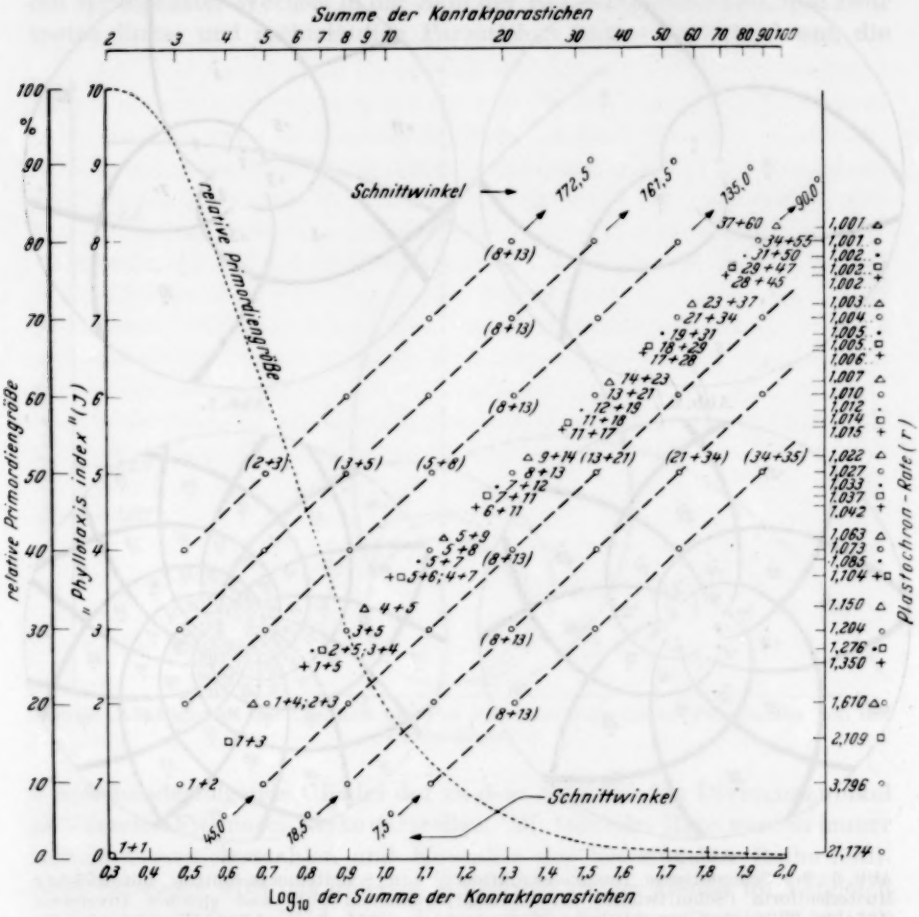


Abb. 10. Zusammenhänge zwischen Plastochronrate, Zahl und Schnittwinkel der Parastichen und relativer Primordiengröße für einfache Spiralstellungen mit Divergenzwinkel 137° 30′ 29″ (○), 99° 30′ 6″ (□), 77° 57′ 19″ (▽), 64° 4′ 43″ (+), 151° 8′ 8″ (●).

Divergenz, die VAN ITERSON (1907) und neuerdings RICHARDS (1948, 1951) mathematisch abgeleitet haben, graphisch darstellt. Dies läßt sich, nach einem Vorschlag von RICHARDS, übersichtlich in einem Koordinatensystem durchführen, auf dessen Abszisse die Logarithmen der Summen der Kontaktparastichen (hier soll nur der Fall berücksichtigt werden, daß jedes Organ *zwei* Kontaktparastichen angehört), auf dessen Ordinate ein Index abgetragen wird, der (zur Gewinnung eines numeri-

schen Maßstabs) aus den r-Werten für jede Parastichensumme nach der Formel $J = 0{,}38 - 2{,}39 \log_{10} \log_{10} r$ gewonnen wurde (Begriff und Begründung dieses „phyllotaxis index" siehe bei RICHARDS 1951). Die Abb. 10 und 11 zeigen das Ergebnis, zusammengestellt aus den Tabellen

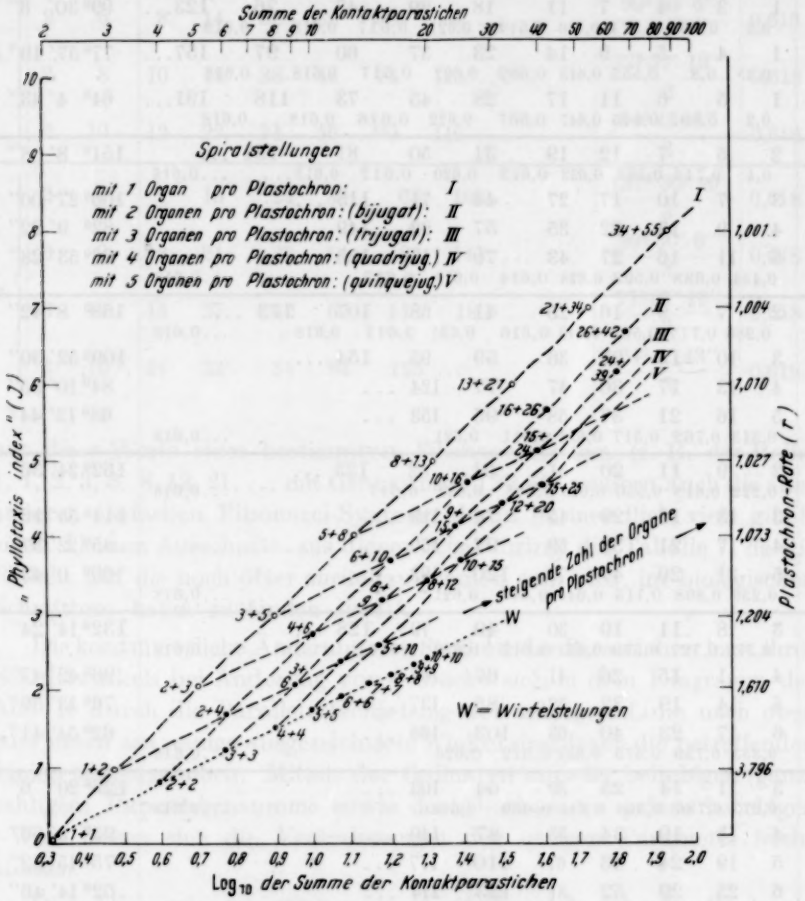


Abb. 11. Zusammenhang zwischen Plastochronrate und Parastichenzahl bei Wirtelstellungen und multijugaten Spiralstellungen (mit Divergenzwinkel $\frac{137° 30' 29''}{n}$, n = Zahl der Organe je Plastochron). Die Werte sind nur für einen Parastichenschnittwinkel von 90° berechnet.

und Kurven bei RICHARDS unter Berichtigung der dort unrichtigen Angaben für die Werte der Wirtelsysteme und der multijugaten Spiralsysteme. Durch die Darstellung in einem logarithmischen Koordinatensystem erscheint, wenigstens für die Beziehung von r zur Parastichensumme bei gegebenem Parastichen-Schnittwinkel statt einer exponentiellen Kurve eine Gerade. Merkwürdigerweise liegen auf dieser nicht

Tabelle 1. *Kennzahlen einiger Spiralsysteme.*

	Parastichenzahlen (Fibonacci-Reihen)	Divergenz	R/D	n
I. 1	1 2 3 5 8 13 21 34 55 89... 0,5 0,666 0,600 0,625 0,615 0,619 0,618 0,618... 0,618	137° 30′ 29″	0,618	3
2	1 3 4 7 11 18 29 47 76 123... 0,3 0,75 0,571 0,636 0,611 0,621 0,617 0,618... 0,618	99° 30′ 6″	0,618	4
3	1 4 5 9 14 23 37 60 97 157... 0,25 0,8 0,555 0,643 0,609 0,622 0,617 0,618... 0,618	77° 57′ 19″	0,618	5
4	1 5 6 11 17 28 45 73 118 191... 0,2 0,833 0,545 0,647 0,607 0,622 0,616 0,618... 0,618	64° 4′ 43″	0,618	6
II. 1a	2 5 7 12 19 31 50 81 131 ... 0,4 0,714 0,583 0,632 0,613 0,620 0,617 0,618... ...0,618	151° 8′ 8″	0,382	3
1b	3 7 10 17 27 44 71 115 ...	106° 27′ 00″	0,382	4
1c	4 9 13 22 35 57 92 149 ...	82° 9′ 22″	0,382	5
1d	5 11 16 27 43 70 113 183 ... 0,454 0,688 0,593 0,628 0,614 0,619 0,617 ...0,618	66° 53′ 28″	0,382	6
II. 2a	2 7 9 16 25 41 66 107 173 ... 0,286 0,777 0,563 0,640 0,610 0,621 0,617 0,618 ...0,618	158° 8′ 42″	0,276	3
2b	3 10 13 23 36 59 95 154 ...	109° 52′ 30″	0,276	4
2c	4 13 17 30 47 77 124 ...	84° 10′ 55″	0,276	5
2d	5 16 21 37 58 95 153 ... 0,313 0,762 0,517 0,638 0,611 0,621 ...0,618	68° 13′ 44″	0,276	6
II. 3a	2 9 11 20 31 51 82 133 ... 0,222 0,818 0,550 0,645 0,608 0,622 0,617 ...0,618	162° 24′ 36″	0,216	3
3b	3 13 16 29 45 74 119 ...	111° 55′ 16″	0,216	4
3c	4 17 21 38 59 97 156 ...	85° 22′ 37″	0,216	5
3d	5 21 26 47 73 120 193 ... 0,238 0,808 0,713 0,644 0,608 0,621 ...0,618	69° 0′ 43″	0,216	6
III. 1a	3 8 11 19 30 49 79 128 ... 0,375 0,727 0,579 0,633 0,612 0,620 0,617 ...0,618	132° 14′ 24″	0,724	3
1b	4 11 15 26 41 67 108 ...	96° 42′ 47″	0,724	4
1c	5 14 19 33 52 85 137 ...	76° 13′ 59″	0,724	5
1d	6 17 23 40 63 103 166 ... 0,353 0,739 0,575 0,635 0,612 0,620 ...0,618	62° 54′ 41″	0,724	6
III. 2a	3 11 14 25 39 64 103 ... 0,273 0,786 0,560 0,641 0,609 0,621 ...0,618	129° 20′ 6″	0,783	3
2b	4 15 19 34 53 87 140 ...	95° 8′ 56″	0,783	4
2d	5 19 24 43 67 110 177 ...	75° 15′ 32″	0,783	5
2d	6 23 29 52 81 133 214 ... 0,261 0,793 0,560 0,642 0,609 0,621 ...0,618	62° 14′ 46″	0,783	6
III. 3a	3 14 17 31 48 79 127 ... 0,214 0,824 0,548 0,646 0,608 0,622 ...0,618	127° 34′ 12″	0,822	3
3b	4 19 23 42 65 107 172 ...	94° 11′ 33″	0,822	4
3c	5 24 29 53 82 135 ...	74° 39′ 25″	0,822	5
3d	6 29 35 64 99 163 ... 0,207 0,829 0,547 0,646 0,607 ...0,618	61° 50′ 3″	0,822	6

Die Ziffern in Kleindruck unter je 2 Parastichenzahlen sind die Quotienten der links und rechts über ihnen stehenden Parastichenzahlen. Sie nähern sich stets asymptotisch dem rechts außen stehenden Grenzwert 0,618. Der angegebene Divergenzwinkel ist der Grenzwert einer entsprechenden Winkelreihe (Limitdivergenz), und zwar der auf dem kurzen Wege gemessene. R/D ist das Verhältnis des Restwinkels eines „Umlaufs" der „ontogenetischen Spirale" zum Divergenzwinkel. n = Zahl der Organe auf einem „Umlauf" der „ontogenetischen Spirale", bei multijugaten Systemen multipliziert mit der Zahl der Organe je Plastochron.

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

	Parastichenzahlen (Fibonacci-Reihen)										Divergenz	R/D	n
I. bijugate St.	2	4	6	10	16	26	42	68	110	...	$\frac{137^\circ 30' 29''}{2}$	0,618	2×3
	2	6	8	14	22	36	58	94	...		$\frac{99^\circ 30' 6''}{2}$	0,618	2×4
	2	8	10	18	28	46	74	120	...		$\frac{77^\circ 57' 19''}{2}$	0,618	2×5
	2	10	12	22	34	56	90	146	...		$\frac{64^\circ 4' 43''}{2}$	0,618	2×6
I. trijugate St.	3	6	9	15	24	39	63	102	...		$\frac{137^\circ 30' 29'}{3}$	0,618	3×3
	3	9	12	21	33	54	87	141	...		$\frac{99^\circ 30' 6''}{3}$	0,618	3×4
	3	12	15	27	42	69	111	180	...		$\frac{77^\circ 57' 19''}{3}$	0,618	3×5
	3	15	18	33	51	84	135	...			$\frac{64^\circ 4' 43''}{3}$	0,618	3×6

nur die r-Werte *eines* bestimmten Fibonacci-Systems (z. B. der Reihe 1, 1, 2, 3, 5. 8, 13, 21, ... mit Grenzwinkel 137,5°), sondern auch die aller anderen einfachen Fibonacci-Systeme (deren es unendlich viele gibt!; einen kleinen Ausschnitt aus dieser Schar bringt die Tabelle 1, da die Reihen, auf die noch öfter zurückzukommen sein wird, im biologischen Schrifttum kaum zu finden sind)[1].

Die kontinuierliche Änderung der Steilheit der Parastichen bzw. ihres Schnittwinkels bei Änderung von r drückt sich in dem Diagramm der Abb. 10 durch die Parallelverschiebung der schrägen Linie nach oben oder unten aus; einige ausgezeichnete Winkel sind durch die betreffenden Linien hervorgehoben. Mittels der Ordinaten zu jeder beliebigen (ganzzahligen) Parastichensumme sowie der Abszissen zu jedem beliebigen r-Wert lassen sich die Veränderungen der übrigen Parameter leicht ablesen.

Diese Diagramme verstärken nun zweifellos noch mehr den Eindruck, als würde ausschließlich die Plastochronrate über das Orts- *und* das Feldmuster entscheiden. Ein kritischer Vergleich der Schlüsse aus den Diagrammen mit den Tatsachen der Organstellung läßt aber bald erkennen, daß das nicht zutreffen kann.

[1] Daß auch die Werte für Wirtelsysteme, z. B. (2 + 2), (3 + 3), ... und für multijugate Spiralsysteme, z. B. (4 + 6), (6 + 9), ... in dieselbe Linie fallen, wie dies RICHARDS (1951, S. 534 und Fig. 6, S. 535) angibt, beruht auf einem Irrtum in der Berechnung von r: für multijugate Systeme muß der Logarithmus des r-Wertes des zugehörigen einfachen Systems durch die Zahl der Organe je Plastochron dividiert werden. Wirtelsysteme sind als multijugate Abwandlungen des (1 + 1)-Spiralsystems aufzufassen und entsprechend zu behandeln.

Zunächst ist jene von links unten nach rechts oben verlaufende Linie, auf der bei einem bestimmten Parastichen-Schnittwinkel die r-Werte *aller* Fibonacci-Systeme zu liegen scheinen, in Wirklichkeit aus mathematischen Gründen ein (durch den Abbildungsmaßstab verdichtetes) Linien-*Bündel* (bzw. ursprünglich Kurvenbündel); zu jeder Linie gehören nur die r-Werte *eines* bestimmten Fibonacci-Systems, bzw. Divergenzwinkels. Das hängt mit der Formel für die Berechnung von r zusammen: $\log_{10} r = 1{,}686462 \times \frac{0{,}618034^{2n-1}}{a\,b}$, die nur für das Spiralsystem mit Grenzwinkel 137,5° gilt; a und b sind 2 aufeinanderfolgende Glieder einer Fibonacci-Reihe und der erste Faktor der Gleichung ist reihenspezifisch (für die Reihe 1, 3, 4, 7, 11 ... mit Grenzwinkel 99,5° ist dieser Faktor z. B. 0,754208: siehe RICHARDS 1951). Es können deshalb bei kontinuierlicher Änderung der Plastochronrate nie Parastichenzahlen *verschiedener* Fibonacci-Reihen miteinander abwechseln. Tatsächlich ist es ja so, daß die Parastichenzahlen eines bestimmten Fibonacci-Systems sich dabei überhaupt nicht ändern, sondern von den (unendlich vielen) logarithmischen Spiralen durch die Orte eines bestimmten Systems bei variierender Plastochronrate nur jeweils andere Paare zu orthogonaler Schneidung kommen, bzw. zu jenem Schnittwinkel, der der (idiotypisch bestimmten) Organfeldform entspricht, und diese Parastichen werden dann wegen der gegenseitigen Berührung ihrer Organe auf breiter Fläche als *Kontakt*-Parastichen besonders augenfällig. r-Werte, die für keines der Parastichenpaare einen „gewünschten" Schnittwinkel ergeben, müßten dann eben die Organfeldform verändern — falls dies möglich ist.

Es schränken aber auch noch andere Überlegungen und Erfahrungen die entwicklungsphysiologische Bedeutung der Plastochronrate für das Ortsmuster ein. So machen z. B. schon die *Wirtelstellungen* eine bemerkenswerte Ausnahme, da bei ihnen kein geometrischer Zwang zur Änderung der Parastichenzahl bei Änderung der Plastochronrate besteht. Es gibt hier ja für jeden Divergenzwinkel nur ein einziges Parastichenpaar [z. B. bei Dekussation (2 + 2)], dessen Schnittwinkel sich zwar ändern, das aber nicht nach einem bestimmten Änderungsbetrag durch ein anderszahliges Paar [z. B. (3 + 3)] ersetzt wird; außerdem müßten sich *jedesmal* mit einer Änderung der Parastichenzahl auch Distanzwinkel und Divergenzwinkel sprunghaft ändern. Trotzdem gilt seit langem als sicher, daß bei Arten, deren Gliederzahl im Wirtel variabel ist, die dickeren Sprosse, also die mit niedrigerem r-Wert stets die höhere Gliederzahl zeigen, sich also wie Sprosse mit spiraliger Blattstellung verhalten. Dies gilt auch, wenn bei ein und demselben Individuum ein Wechsel in der Gliederzahl stattfindet, wie dies etwa bei *Equisetum* und *Thuja* leicht beobachtet werden kann. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich aber, wenn man annimmt, daß eine Änderung des Schnitt-

winkels der Parastichen nur in engen Grenzen möglich ist, weil die Musterfeldform (Organfeldform) durch andere Faktoren invariant festgelegt ist und daß deshalb nur wenige diskontinuierlich variable Kompromisse zwischen der Plastochronrate und diesen Faktoren entwicklungsmechanisch realisierbar sind.

Ähnliches gilt, in gewissem Ausmaß, auch für die Schraubenwirtelstellungen und die multijugaten Fibonacci-Systeme.

Vor allem ist kein Grund einzusehen, warum nur einzelne bestimmte r-Werte *physiologisch bevorzugt* sein sollten, nachdem sowohl longitudinales wie transversales Wachstum des Sprosses zweifellos in ziemlich weiten Grenzen kontinuierlich modifizierbar sind. Es müßten eigentlich alle den (unendlich vielen!) Fibonacci-Reihen entsprechenden Stellungssysteme bzw. Divergenzwinkel mit gleicher Wahrscheinlichkeit, daher auch gleicher Häufigkeit auftreten. Nun zeigt aber eine Überschau der in der Literatur vorliegenden Angaben ebenso wie zahlreiche eigene Untersuchungen, daß keineswegs von einer auch nur annähernd gleichen Häufigkeit der verschiedenen Ortsmuster die Rede sein kann. Unter den Wirtelstellungen sind die zweigliedrigen Wirtel bei weitem die häufigsten, unter den Spiralstellungen dominieren ebenso eindeutig die Systeme mit Parastichenzahlen aus der Reihe 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, ... mit Grenzwinkel 137,5°. Die einfachste Annahme zur Deutung dieses noch immer unverstandenen Kontingenzphänomens wäre die, daß ein (sehr weit verbreiteter) *idiotypischer* Faktor für die Bevorzugung dieser Systeme verantwortlich sei. Dies dürfte z. B. nie bestritten worden sein bezüglich der *stets wirteligen* Beblätterung der Labiaten oder der *stets spiraligen* der Rosaceen; bezüglich der Bevorzugung einer *bestimmten* Spiralstellung (eben der „Hauptreihe") ist diese Vermutung wohl noch nie ausgesprochen worden, auch fehlen bisher Untersuchungen über die Erblichkeit der gelegentlich auftretenden Spiralstellungen mit anderen Grenzwinkeln.

All diese Diskrepanzen entstehen offenbar nur dadurch, daß der unleugbaren formal-geometrischen Bedeutung der Plastochronrate die tatsächliche entwicklungsphysiologische Bedeutung nicht in vollem Maße entspricht. Doch könnte dies unter Umständen mit der Definition der Plastochronrate zusammenhängen. RICHARDS schreibt (1938, S. 226): "The differences between the various orders of phyllotaxis have been referred to differences in the ratio of the distances of two successive primordia from the apical centre. If the size of the smooth central region of the apex remains constant at any given stage in successive plastochrones, this is the measure of the radial expansion of the apex during one plastochrone. It is also a measure of the relative linear transverse dimensions of two successive primordia provided these grow uniformly with the axis and without changing their shapes." RICHARDS

berücksichtigt also mit seinen Definitionen nur die *radiale* Komponente des Scheitelwachstums, den eindimensionalen vertikalen Aspekt. Er begründet dies damit, daß sich dieser Parameter an Knospenquerschnitten auf Scheitelhöhe ziemlich exakt bestimmen läßt. Entscheidend für das Muster ist aber das tatsächliche Abstandsverhältnis auf der Oberfläche des Scheitels. Will man es messen, so muß an Längsschnitten noch die Form des Scheitels (der „Scheitelwinkel") und die longitudinale Projektion der Organabstände bestimmt werden. Das letztere stößt praktisch auf erhebliche Schwierigkeiten bei Spiralstellungen, da hier die sichere Erkennung der ontogenetischen Reihenfolge der Organe erschwert ist, bei organreichen Scheiteln fast unmöglich sein kann.

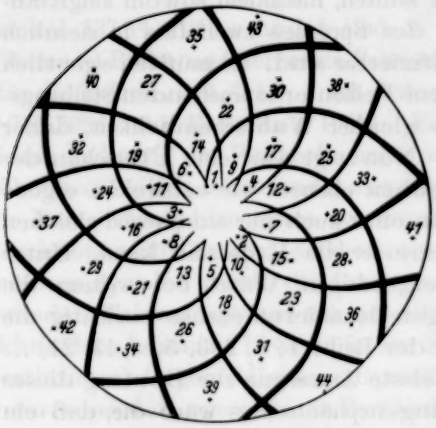


Abb. 12. Orts- und Feldmuster einer Spiralstellung mit Divergenzwinkel 137° 30′ 29″ und arithmetischem Wachstum. Die Plastochronrate nimmt von außen ($r = 1{,}027$) nach innen ($r = 1{,}073$) kontinuierlich zu. Starke Änderung der Musterfeldform.

Auch sind die tatsächlichen Wachstumsverhältnisse an Sproßscheiteln so, daß die Plastochronrate (in der Definition von RICHARDS) nur für sehr wenige Plastochronfolgen bzw. für sehr schmale konzentrische Zonen auf der Scheiteloberfläche als annähernd gleichbleibend angenommen werden kann. Schon aus geometrischen Gründen muß bei halbkugeliger bzw. paraboloider Form des meristematischen Scheitels der relative Anteil der radialen und longitudinalen Komponente des Zuwachses mit der Entfernung von der Scheitelmitte sich ändern. Dazu kommt, daß die organogene Zone vorwiegend mitotisches Wachstum aufweist, die darunter anschließende Zone vorwiegend Streckungswachstum, mit der bekannten Verteilung in der großen Periode, und daß schließlich an den ausgewachsenen Teilen des Sprosses ein Ortsmuster erreicht wird, das einem arithmetischen, nicht geometrischen Wachstum entspricht.

Tatsächlich ist ja auch das Ortsmuster selten auf größere Strecken konstant. Das Kompositenköpfchen zeigt dies besonders instruktiv. Hier wechselt bekanntlich innerhalb einer Organbildungsphase, also z. B. bei den Röhrenblüten der Scheibe, die Zahl der Kontaktparastichen oft mehrmals, und zwar so, daß außen stets die „höheren" Kontakte verwirklicht sind [z. B. $(55 + 34)$] und nach innen zu immer niedrigere folgen. Es müßte somit die Plastochronrate nach innen zunehmen. Dies ist aber der Fall bei *arithmetischem* Wachstum, d. h. wenn die Entfernung sukzessiver Organe von der Scheitelmitte stets um den gleichen

absoluten Betrag zunimmt, bzw. jedes neue Organ stets um denselben Betrag näher der Scheitelmitte angelegt wird. Konstruiert man danach ein Ortsmuster, etwa mit Divergenz 137,5°, so ergibt sich Abb. 12. Statt logarithmischer Spiralen erhält man archimedische und die Form des Musterfelds ändert sich fortlaufend. Da letzteres aber in Wirklichkeit nicht unbegrenzt veränderbar ist, solange kein Wechsel in der Organkategorie stattfindet, bleibt dem Komplex der entwicklungsmechanischen Faktoren als einziger Ausweg nur eine Einfügung oder Ausschaltung von Parastichen, also der „Kontaktwechsel". In Abb. 13 ist angenommen, daß die Plastochronrate wie in Abb. 12 zunächst 1,027 betragen habe und demgemäß (8 + 13) Kontaktparastichen entstanden wären, daß dann aber nach Plastochron 16 die Rate sprunghaft auf 1,073 gestiegen sei. Das neue Muster (innen) läßt sich nicht lückenlos an das alte anschließen, auch nicht bei einer Divergenzänderung. Es würden immer „Überdeckungen" oder „leere Räume" entstehen (punktierte Zwickel in Abb. 13). Außerdem würde die Organgröße nach dem Übergang zunächst wieder sprunghaft ansteigen (vgl. Organ 16 mit 15, 14, 13, ...). Beides ist, zumindest im vegetativen Bereich, in dieser Art nicht zu beobachten und von vornherein nicht sehr wahrscheinlich. Würde dagegen die Änderung der Plastochronrate kontinuierlich erfolgen und die Diskrepanzen zwischen den Folgen dieser Änderung und der Invarianz der Organfeldform und -größe in der Übergangszone zwischen Kontakt (8 + 13) und (5 + 8) durch Kompromisse gemildert, so müßte ein Muster entstehen, wie es Abb. 14 zeigt. Die beiden Hauptmustern gemeinsamen

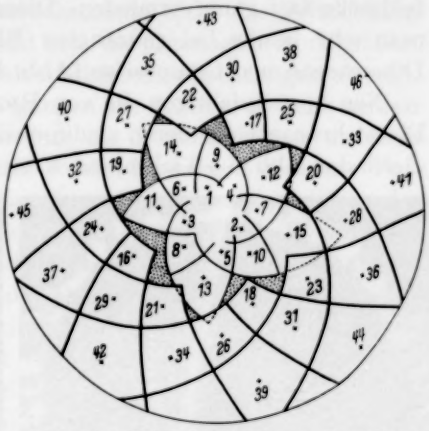


Abb. 13. Zwei Ortsmuster mit gleicher Musterfeldform (isodiametrisch, 96° Schnittwinkel) bei plötzlichem Wechsel der Plastochronrate [außen $r = 1{,}027$ und $(8 + 13)$, innen $r = 1{,}073$ und $(5 + 8)$]. Bei einem derartigen Kontaktwechsel würden zwangsläufig „leere" Räume entstehen (punktiert).

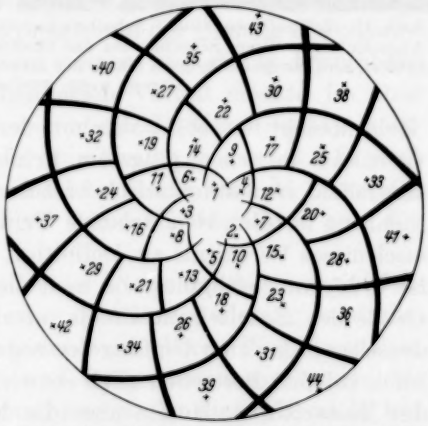


Abb. 14. Spiralstellung mit Divergenzwinkel 137° 30′ 29″. Allmählicher Übergang von Kontakt (8 + 13) (außen, $r = 1{,}027$) in Kontakt (5 + 8) (innen, $r = 1{,}073$) infolge arithmetischen Wachstums bei Invarianz der Musterfeldform („Kontaktwechsel").

8er-Parastichen bleiben fast unverändert, von den 13er-Parastichen des äußeren Musters werden aber nach und nach 8 ausgeschaltet. In der Übergangszone (Organe 16/15) ist auch der Sprung in der Organfeldgröße fast ganz vermieden. Diese Form des Kontaktwechsels findet man sehr häufig bei gedrängten Blütenständen, besonders denen der Dipsacaceae und Compositae (Abb. 15).

Nun berücksichtigen die von RICHARDS gegebenen Definitionen der Plastochronrate nur deren eindimensionale Aspekte. Wie schon der Vergleich der Abb. 6—9 lehrt und RICHARDS (1938) in seiner Tabelle 1 mit

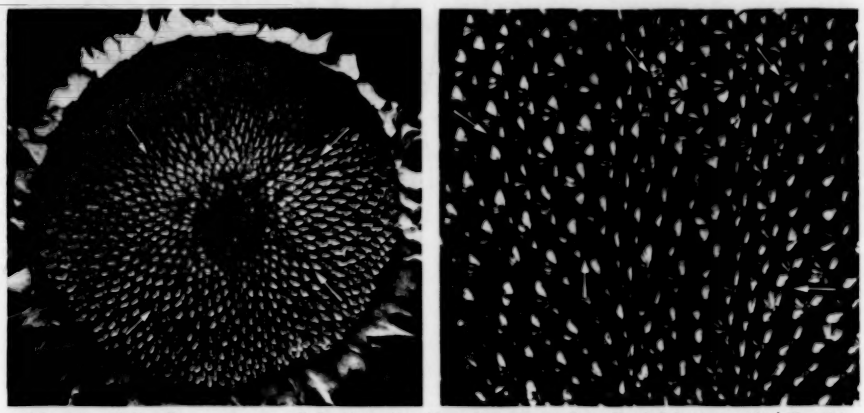


Abb. 15. *Helianthus annuus*. Scheibe mit reifen Samen; außen Kontakt (55 + 89). Rechts Ausschnitt aus dieser Scheibe. Da das Streifenmuster der Samen deren Konturen etwas auflöst, sind einige Stellen, an denen der Kontaktwechsel besonders schön zu verfolgen ist, durch weiße Pfeile gekennzeichnet.

Zahlenbelegt hat, steht aber mit der Plastochronrate auch das Größenverhältnis zwischen jüngstem Primordium und organfreiem Scheitelzentralfeld in mathematisch bestimmtem klar überschaubarem Zusammenhang (s. Abb. 10 „Relative Primordiengröße"). Man könnte somit auch dieses Verhältnis als Definition der Plastochronrate wählen. Dabei ist es *formal* gleichgültig, ob man die Primordiengröße in Beziehung zur Größe des Scheitelzentralfelds oder zum Umfang des unteren Randes desselben, also zum Umfang der organogenen Ringzone setzt. Im Hinblick auf das Bestreben nach entwicklungsphysiologischem Verständnis der Muster*bildung* dürfte aber die letztgenannte Auffassung die sinnvollere sein, denn bei der Musterbildung handelt es sich zweifellos um eine Aufteilung der organogenen Zone in Musterfelder. Diese einzelnen Musterfelder sind natürlich dreidimensional anzunehmen, sie sind die *Organdeterminationsräume*, ebenso wie die „organogene Zone" nicht eine Fläche, sondern ein Hohlzylinder mit einer gewissen radialen Tiefe, wenn nicht sogar ein solider Körper ist.

Aus dem gleichen Grunde muß noch eine weitere Korrektur an dieser Definition vorgenommen werden. Da man mit guten Gründen annehmen

darf, daß die Größe des Determinationsraums eines Primordiums unter einer bestimmten Bedingungskonstellation idiotypisch in einem ähnlichen Ausmaß festgelegt ist wie die endgültige Größe des ausgewachsenen Organs, so würde mit fallender Plastochronrate nicht das Primordium kleiner, sondern das Scheitelzentralfeld bzw. die organogene Zone größer. Jedenfalls stimmt das eher mit den tatsächlichen Beobachtungen überein.

Wenn man den tatsächlichen Vorgängen am Scheitel gerecht werden will, müßte man also die Plastochronrate als *Größenverhältnis zwischen dem Determinationsraum des jüngsten Primordiums und dem zur Verfügung stehenden determinationsfreien Raum der organogenen Zone des Scheitels während der Determinationsphase des betreffenden Plastochrons* definieren. Sie wäre also sozusagen der quantitative Aspekt der organogenen Leistung dieser Zone während eines Plastochrons.

Von diesem Größenverhältnis wird nun die Zahl der Kontaktparastichen in ähnlicher Weise bestimmt, wie es für die ursprünglich in der Definition angesprochene radiale Komponente abgeleitet wurde, mit allen Einschränkungen, die auch dort besprochen wurden. Die Größe der beiderlei *Räume* ist einer exakten Messung allerdings nicht zugänglich, da das histologische Bild des Scheitelaufbaus bisher keinen Hinweis auf die Tiefe der Determinationsräume liefert. Insofern würde die neue Definition also keinen praktischen Vorteil bringen. Doch lassen sich außer der relativen radialen Distanz der Organe auch die Breite der Organfelder des obersten Primordiengürtels und der Umfang der organogenen Zone an Scheitelquerschnitten messen und damit brauchbare Äquivalente gewinnen. Den entscheidenden Vorteil möchte ich aber darin sehen, daß sich nun das Interesse auf die *Größenverhältnisse in der organogenen Zone* konzentriert, in der das Muster ja *entsteht*. Es wird noch zu zeigen sein, daß außer der relativen Größe auch die Form der dortigen Musterfelder ein selbständiger Determinationsfaktor auch für das Ortsmuster ist.

Unter all diesen Faktoren ist aber die Plastochronrate sicher derjenige, der am leichtesten *modifizierbar* ist. Ihre Änderung wird also für die Pflanze auch den am leichtesten verfügbaren Weg darstellen, den Komplex der Determinations- und Differenzierungsvorgänge des Scheitelmusters ins Gleichgewicht zu bringen. In dieser Hinsicht hat Richards (1938) neue Ausblicke in experimentelle Möglichkeiten eröffnet mit dem Hinweis, daß Stickstoff- und Phosphormangel die Plastochronrate erhöhen, indem die Scheitelgröße stärker abnimmt als die Primordiengröße, womit als Begleiterscheinung eine Abnahme der Kontaktparastichenzahlen verbunden sein kann; auch die niedrigeren Kontakte von Seitensprossen könnten so aufzufassen sein. Jedenfalls wäre dieser experimentelle Weg „physiologischer" als die mikrurgischen Experimente.

Sicher ist wohl, daß die Plastochronrate, auch nach der neuen Definition, nicht der allein bestimmende Faktor für die so auffallende Bevorzugung ganz bestimmter Muster — unter den Spiralstellungen z. B. der mit dem Limitdivergenzwinkel 137,5° — sein kann. Es wird nun zu untersuchen sein, welche Verhältnisse für diese Auswahl verantwortlich sind.

Literatur.

Bilhuber, E.: Beiträge zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. Bot. Archiv **35**, 188—250 (1933). — Church, A. H.: On the relation of Phyllotaxis to mechanical laws. London 1901—1904. — The principles of Phyllotaxis. Ann. of Bot. **18**, 227—243 (1904). — Iterson jr., G. van: Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena 1907. — Richards, F. J.: The geometry of Phyllotaxis and its origin. Symposia Soc. Exper. Biol. **2**, 217—245 (1948). — Phyllotaxis: Its quantitative expression and relation to growth in the apex. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B **235**, 509—564 (1951).

Dr. A. Barthelmess, Botanisches Institut der Universität München, München 38, Menzinger Straße 67.

Planta, Bd. 43, S. 411—419 (1954).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Karl-Marx-Universität Leipzig.

ÜBER DEN SCHÄDLINGSBEFALL VON CHIMÄRENFRÜCHTEN.

Von

FRIEDRICH BERGANN.

(Eingegangen am 4. Januar 1954.)

A. Problemstellung.

Eine der Aufgaben, die WINKLER seinerzeit der Chimärenforschung stellte, lautete dahin, gewissen wichtigen und vegetativ vermehrten Kulturpflanzen, die stark unter pilzlichen oder tierischen Feinden zu leiden haben, eine resistente äußere Hülle zu geben und sie auf diese Weise vor dem Angriff zu schützen.

Die anfänglich in dieser Richtung hochgespannten Erwartungen haben sich leider nicht erfüllen lassen. Weder ist es bisher gelungen, neue, wirtschaftlich wichtige Pfropfchimären überhaupt herzustellen, noch an ihnen die Immunisierung eines wertvollen Chimärenkernes durch den schädlingsresistenten Mantel zu demonstrieren. Auch die Frage, ob im einzelnen Falle, etwa von der fremden Epidermis, eine wesentliche protektive Wirkung überhaupt erwartet werden kann, ist noch wenig geklärt.

Immerhin bieten aber bereits die bekannten klassischen Pfropfchimären, die *Crataegomespili*, *Laburnum Adami* sowie die WINKLERschen *Solanum*-Chimären gewisse Möglichkeiten, diesen Fragen nachzugehen. Es wird also von Interesse sein, festzustellen, wie pflanzliche oder auch tierische Schädlinge, die den einen oder den anderen Chimärenpartner befallen, sich den Mischlingen gegenüber verhalten.

B. Frühere Versuche.

Bereits 1912 haben FISCHER und später SAHLI (1913, 1916) die Resistenz der *Crataegomespili* gegenüber *Gymnosporangium confusum* untersucht, das *Crataegus* befällt, sich auf Mispel jedoch im allgemeinen nicht zu entwickeln vermag. Es ergab sich, daß sowohl *Crataegomespilus Asnieresii* als auch *Crataegomespilus Dardari*, letztere trotz ihres doppelten Mespilusmantels, vom Pilz befallen werden. Immerhin stand der Befall der beiden Chimären deutlich hinter dem von *Crataegus* zurück und war bei *Crataegomespilus Dardari* am schwächsten. Im Falle des weiterhin untersuchten *Gymnosporangium clavariaeforme*, das niemals auf *Mespilus* gefunden wird, erwies sich jedoch *Crataegomespilus Dardari* als völlig geschützt.

Um die gleiche Zeit experimentierte KLEBAHN mit WINKLERS *Solanum*-Chimären, die er mit der *Solanum nigrum* niemals befallenden *Septoria lycopersici* zu infizieren versuchte. Es zeigte sich, daß *Solanum gaertnerianum* auf Grund seines doppelten *Solanum nigrum*-Mantels nicht oder nur schwach infiziert wurde, während der einschichtige *nigrum*-Mantel des *Solanum koelreuterianum* dieses nicht vor der Infektion zu bewahren vermochte.

Die für die Beurteilung derartiger Infektionsversuche sehr wesentliche Frage nach der Anordnung der beiden Komponenten, insbesondere nach Umfang und Lokalisation des Kernanteils in Blättern diplochlamyder Chimären ist allerdings gerade im Falle der Pfropfchimären nur sehr schwierig zu lösen. Sicher ist jedenfalls, daß die Blattränder in beträchtlicher Breite frei von Kerngewebe sein können, so daß die ausbleibende Infektion dieser Randzonen nichts mit der in Frage stehenden Protektivfunktion des Chimärenmantels zu tun hat. KLEBAHN war sich bei seinen Versuchen über die Schwierigkeit dieser Verhältnisse durchaus im klaren, an deren Aufhellung später von verschiedener Seite weitergearbeitet worden ist. So glaubte NOACK zeigen zu können, daß bei den diplochlamyden Propfchimären überhaupt nur Epidermis und Subepidermale an der Bildung der Blattspreite beteiligt seien. Unter dieser Voraussetzung fände z. B. die Immunität von *Crataegomespilus Dardari* gegenüber *Gymnosporangium clavariaeforme* in SAHLIS Versuchen sowie die von *Solanum gaertnerianum* gegenüber *Septoria* bei KLEBAHN eine überraschend einfache Erklärung. Tatsächlich nimmt jedoch auch die vom inneren Chimärenpartner gebildete 3. Schicht am Aufbau der Blattspreite teil, wie schließlich LANGE (1927, 1933) nachweisen konnte. Allerdings macht angesichts der Tatsache, daß die Subepidermale im Laufe der Blattentwicklung verdoppelt und gar verdreifacht wird, eine befriedigende Abgrenzung und Lokalisierung des Anteils der Innenkomponente auch heute noch Schwierigkeiten. Jedoch spricht alles bisher in dieser Richtung Bekanntgewordene für HABERLANDTS Vermutung, daß die 3. Schicht „wenigstens den größten Teil des Gefäßbündelsystems des Blattes liefert".

RASMUSON versuchte im Anschluß an die von WINKLER entwickelten Gedankengänge und mit WINKLERS Methode eine Lösung der Reblausfrage, nämlich direkttragende *Rebenchimären* zu erzeugen, deren Kernkomponente (und entsprechend die Wurzeln) aus einer reblausfesten Amerikanerrebe bestehen und deren Europäermantel den Beeren die Qualitäten der Europäerrebe verbürgen sollte. Leider war den umfangreichen Versuchen wegen der ganz allgemein zu geringen Regenerationsfähigkeit der Reben keinerlei Erfolg beschieden. In keinem einzigen Falle zeigten sich irgendwelche Adventivsprosse.

Die schweren Schäden, denen die *Kartoffel* durch pilzliche Schädlinge ausgesetzt ist, veranlaßten JØRGENSEN, zu versuchen, ihr einen *Phytophthora*-resistenten *Lycopersicum*-Mantel zu geben. Es gelang jedoch nur 2 Chimären mit Tomate als Kern und Kartoffel als Mantel zu erhalten, die sich überdies als kaum lebensfähig erwiesen und bald wieder eingingen, so daß die geplanten Infektionsversuche nicht durchgeführt werden konnten.

C. Eigene Untersuchungen.

Bei Gelegenheit umfangreicher Studien an den Steinkernen der *Crataegomespili* und ihrer Eltern konnte die Beobachtung gemacht werden, daß *Crataegus monogyna* sehr häufig die Wirtspflanze eines Samenschädlings ist, der Erzwespe *Syntomaspis druparum* (Boh.), einer *Chalcidide* aus der Familie der *Toryminae*[1]. Dagegen wird *Mespilus germanica* — das ist das Ergebnis der Untersuchung Tausender von Mispelfrüchten und -steinen der verschiedensten Standorte — von diesem Schädling *nicht* befallen. Erntet man im Herbst *Crataegus*-Früchte und öffnet die Steine, so findet man, daß die befallenen Samen sich zumeist schon äußerlich durch eine graugelbe Verfärbung der sonst hellbraunen Samenschale bemerkbar machen. Zu dieser Zeit hat die etwa 4 mm lange Larve des Schädlings bereits das gesamte Innere des Samens, Embryo und Endospermrest, aufgezehrt, ohne dabei die Samenschale zu verletzen. Die von der Larve ausgehöhlte Samenschale ist erweicht und dellt sich beim geringsten Druck ein, während intakte Samen fest und widerstandsfähig sind.

Da in vielen Fällen bemerkenswert hohe Befallsziffern festzustellen sind, die an 70—80% der untersuchten Früchte heranreichen, müßte der Schädling bei der üblichen gärtnerischen Behandlung des *Crataegus*-Saatgutes sich durch recht unangenehme Ausfälle an Keimlingen bemerkbar machen, die um so schwerer wiegen, als das *Crataegus*-Saatgut einer länger dauernden Vorbehandlung (Stratifikation) bedarf. In der Baumschule dürfte es daher die Mühe lohnen, frisches Saatgut vor der Einschichtung durch Vorproben auf seine Befallsquote zu prüfen, um unnütze Arbeit zu vermeiden und sich vor größeren Keimungsausfällen zu sichern.

Nun gibt es am gleichen Standort Bäume, die sehr reich befallen werden, und wieder andere, an denen das Vorkommen des Schädlings unerheblich ist. Es besteht die Möglichkeit, daß hier sippenmäßige Unterschiede vorliegen, die entweder von den eierlegenden Weibchen oder aber erst von den schlüpfenden Junglarven wahrgenommen werden, wobei möglicherweise die Junglarven ein unpassendes Milieu nicht ertragen und zugrunde gehen, ohne gefressen zu haben.

Es stellte sich bald heraus, daß auch die Früchte von *Crataegomespilus Asnieresii*, die ja Weißdornfrüchten morphologisch und anatomisch nahestehen, teilweise sogar bemerkenswert reichlich von *Syntomaspis* befallen werden. Die einschichtige Mispeldecke, die im Laufe der Entwicklung der Scheinfrüchte zu einem mehrschichtigen Periderm wird, dabei reichlich Gerbstoff führt, die ferner beim Aufbau des „Frucht"-Inneren, der Karpelle und der Samen wesentlich beteiligt ist, schreckt also den Schädling keineswegs grundsätzlich vom Befall dieser Chimärenfrüchte ab.

[1] Die Bestimmung wurde unter freundlicher Vermittlung des Herrn Prof. Dr. Prell, Tharandt, von Herrn Prof. Dr. Bischoff, Berlin, durchgeführt. Beiden Herren spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus.

Während wir bei einer Vergleichung von *Crataegus monogyna*-Früchten, die von verschiedenen Individuen stammen, stets sowohl mit den Einflüssen der verschiedenartigsten Standorte, als auch mit beträchtlichen Sippenunterschieden rechnen müssen, liegt bei den *Crataegomespili* von vornherein genetisch vollkommen einheitliches Material vor, nämlich das jener Individuen von *Crataegus monogyna* und *Mespilus germanica*, die sich seinerzeit in Bronvaux zu den beiden Mischlingen vereinigten. Nicht nur die beiden Mischlinge mit ihren zahlreichen, vielerorts kultivierten Individuen gehören den gleichen Klonen an, sondern auch ihre Rückschläge zu den Eltern, ebenso die Umschläge von der einen Chimäre zur anderen.

Wenn — das ist in unserem Zusammenhang der besonders interessierende Fall — ein *Asnieresii*-Baum *Crataegus*-Rückschläge bildet, dann können von diesem Baume sowohl *Asnieresii*-Früchte als auch *Crataegus*-Früchte gesammelt werden. Vergleicht man nun solche vom gleichen Baume stammenden *Asnieresii*- und *Crataegus*-Früchte miteinander, so handelt es sich um Material, das allen Ansprüchen hinsichtlich der Zulässigkeit einer solchen Gegenüberstellung genügt, indem es nicht nur genetisch, sondern auch standortsmäßig vollkommen gleichartig ist. Ergeben sich dann bei der weiteren Vergleichung verschiedener *Asnieresii*-Bäume untereinander Unterschiede im Befall, so können sie nur standortsmäßig bedingt sein. Auch der stärkere oder schwächere Beflug der Bäume durch *Syntomaspis* muß dann mit unter die Bedingungen des Standortes (im weitesten Sinne) subsumiert werden, möglicherweise sogar das Auftreten von Sippen des Schädlings, die sich der Wirtspflanze gegenüber verschieden verhalten.

Was die zu Tausenden untersuchten Steine aus *Dardari*-Früchten anlangt, so ist zu sagen, daß in keinem einzigen Falle irgendeine Samenschädigung durch *Syntomaspis* festgestellt werden konnte. Das entspricht insofern dem negativen Befund bei *Mespilus germanica*, als nach den bisherigen Erfahrungen die weiblichen Gonen der Angiospermen in der Regel aus der Subepidermale des Nucellusscheitels hervorgehen. Daher müssen die in Chimärenfrüchten gebildeten Embryonen stets dem Partner entsprechen, von dem jeweils die subepidermale Zellschicht gebildet wird. Damit stimmt überein, daß die bisher aus *Asnieresii*-Steinen aufgezogenen Sämlinge reine *Crataegus*-Pflanzen waren (BAUR, HABERLANDT, NOLL), während *Dardari*-Sämlinge *Mespilus*-Pflanzen ergeben (eigene, bisher unveröffentlichte Ergebnisse). *Syntomaspis* „sucht" und „findet" also stets nur *Crataegus*-Embryonen, während sie solche von *Mespilus* offensichtlich „verschmäht". Entsprechend findet und belegt die Wespe selbst die oft in nur geringer Anzahl an Rückschlagszweigen auf *Dardari*-Bäumen vorkommenden *Crataegus*-Früchte, während die *Dardari*-Früchte der gleichen Bäume von ihr *nicht* befallen oder wenig-

stens nicht durch Samenfraß geschädigt werden. Wenn wir annehmen, das *Crataegus*-Fruchtfleisch diene gewissermaßen als „Wegweiser", dann würde die Wespe, weil *Crataegus*-Fruchtfleisch auch in *Asnieresii*-Früchten gebildet wird, hier nur „zufällig" zum „richtigen" Embryo geleitet. Eine solche Beziehung ist aber unwahrscheinlich angesichts der Tatsache, daß *Syntomaspis druparum* Boh. nicht nur auf *Crataegus*, sondern noch auf einer Reihe anderer Wirtspflanzen vorkommt. Zacher führt *Pirus baccata*, *Pirus malus*, *Pirus silvestris*, *Sorbus aria*, *Sorbus latifolia*, *Sorbus scandica* als solche an. Nach eigenen Beobachtungen werden auch die Samen von *Crataegus oxyacantha* befallen.

Sollte es aber doch so sein, daß die Wespe in unserem Falle einen hochentwickelten Spürsinn gerade für *Crataegus*-Embryonen besitzt, während sie es vermeidet, *Mespilus*-Embryonen mit Eiern zu belegen, dann könnte der Befund, daß in *Dardari*-Samen niemals *Syntomaspis*-Larven gefunden werden — obwohl *Dardari*-Früchte, zumal die zahlreichen ein- und zweisteinigen, sich in Form und Größe kaum von *Asnieresii*-Früchten unterscheiden — im Sinne der bisherigen Auffassung über das Wesen von *Crataegomespilus Dardari* gedeutet werden, nämlich als Indiz dafür, daß die von dieser Mischform gebildeten Samen tatsächlich *Mespilus*-Embryonen enthalten, daß hier also wirklich eine Diektochimäre mit *Mespilus*-Ektosoma vorliegt. Bislang standen bzw. stehen bündige Beweise für diese ziemlich allgemein vertretene Auffassung infolge der für diese Form behaupteten völligen Sterilität noch aus (vgl. Lange).

Tabelle 1 stellt jeweils vom gleichen Baume geerntete *Asnieresii*-Früchte und *Crataegus*-Früchte einander gegenüber. Für 3 Vorkommen wurden *Crataegus*-Rückschläge mit auswertbaren Früchten nicht beobachtet bzw. nicht untersucht. In 2 Fällen wurden *Crataegus*-Früchte von *Dardari*-Bäumen erfaßt. Leider traten an diesen beiden Bäumen keine Umschläge nach *Asnieresii* auf. Ein Vergleich von *Crataegus*- und *Asnieresii*-Früchten dieser *Dardari*-Bäume wäre von besonderem Interesse gewesen.

D. Auswertung und Diskussion der Ergebnisse.

Ein absoluter Schutz wird dem *Crataegus*-Embryo von seiten der aus der einschichtigen Mispeldecke hervorgegangenen zahlreichen *Mespilus*-Hüllen der Frucht offensichtlich *nicht* gewährt. Aber es zeigen die Vorkommen Berlin C_1, A_1 und C_2 Übereinstimmung untereinander und richtungsmäßig das an sich erwartete Ergebnis insofern, als niedrigen Befallsziffern bei *Asnieresii* wesentlich höhere bei *Crataegus* gegenüberstehen. Dieses Verhältnis wird auch noch durch die aus relativ hohen Steinzahlen gewonnenen Prozentwerte des Naumburger Baumes unterstrichen. Lägen nur derartige Fälle vor, so spräche das eindeutig für eine

Tabelle 1. *Syntomaspis-Befall von Asnieresii- und Dardari-Bäumen mit Crataegus-Rückschlägen.*

Standort	*Asnieresi*			*Crataegus*		
	Zahl der Steine	davon befallen	Prozentsatz	Zahl der Steine	davon befallen	Prozentsatz
Berlin C_1 . . .	91	1	1,1	75	15	20,0
Berlin A_1 . . .	241	8	3,3	11	9	81,8
Berlin C_2 . . .	365	27	7,4	101	67	66,3
Naumburg . .	283	76	26,9	772	549	72,4
Jena	159	49	30,8	86	20	23,5
Berlin B . . .	59	27	45,8	17	3	17,7
	1198	188	16,5	1062	663	62,4
Rostock. . . .	73	52	71,2	—	—	—
Berlin A_2 . . .	34	—	0,0	—	—	—
Halle	36	—	0,0	—	—	—

Standort	*Dardari**			*Crataegus*		
	Zahl der Steine	davon befallen	Prozentsatz	Zahl der Steine	davon befallen	Prozentsatz
Jena	—	—	—	57	18	31,6
Berlin C . . .	—	—	—	457	170	37,2

* Wie schon bemerkt, werden *Dardari*-Steine *nicht* befallen, daher erübrigen sich hier Zahlenangaben.

gewisse relative Schutzwirkung der Mispeldecke. Nun weichen aber die Vorkommen Jena und Berlin B völlig von den bisher erörterten ab, in beiden Fällen zeigt sich das Gegenteil der erwarteten protektiven Wirkung: *Crataegus*-Früchte sind hier weniger stark befallen als solche von *Asnieresii*! Faßt man die 6 Einzelergebnisse zusammen, so ergibt sich ein Befallsverhältnis von 16,5% für *Asnieresii* gegenüber 62,4% für *Crataegus*. Im allgemeinen scheint also der Schädling *Crataegus*-Früchte zu bevorzugen. Der Schluß, die Mispeldecke schütze in signifikanter Weise den *Crataegus*-Kern, ist jedoch auf Grund dieser Ergebnisse wohl noch nicht berechtigt. Wurden doch von den mir übersandten 73 Steinen eines Rostocker *Asnieresii*-Baumes nicht weniger als 52 befallene gezählt, d. h. 71,2%[1]. Dagegen war in den Fällen Halle und Berlin A_2 (mit allerdings kleineren Zahlen) überhaupt kein Befall festzustellen. Dabei ist zu bemerken, daß Berlin A_2 örtlich unmittelbar neben Berlin A_1 steht. Sicherlich ist für den größeren oder geringeren Befall der Früchte im ganzen das Verhältnis zwischen der vorliegenden Gesamtzahl der Früchte und der Anzahl befruchteter Weibchen ausschlaggebend. Im Falle Rostock hätten also zahlreichen Wespen relativ wenig Früchte gegenübergestanden.

[1] Die Früchte verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Garteninspektor RULSCH. Ob an diesem Baume *Crataegus*-Rückschläge auftraten, ist mir nicht bekannt; wenn ja, wäre deren Befallsquote von Interesse.

Man ist versucht zu sagen, daß das Vermögen der Wespen, normale Früchte von mispelhäutigen zu unterscheiden, oder ihre Tendenz, jene vor diesen zu bevorzugen, nicht allzu hoch entwickelt ist, um so größer aber ihr Spürsinn, den *Crataegus*-Embryo seiner vielfältigen, aus dem besonderen Bau der Scheinfrucht bzw. des Karpells und der Samenschale resultierenden, ihn gewissermaßen verkleidenden Mispelhüllen zum Trotze dennoch aufzufinden. Weder die dichtere, andersartige Behaarung, die Peridermbildung, der höhere Gerbstoffgehalt der äußeren Mispeldecke vermögen die Tiere von der Eiablage zurückzuhalten, noch sind die in der Scheinfrucht sich ausbildenden inneren Mispellagen, nämlich im Fruchtfleisch, auf Außen- und Innenwand der Karpelle sowie die der Integumente bzw. der Testa und schließlich des Nucellus, imstande, die *Crataegus*-Embryonen dieser Monektochimäre vor den Stichen der eierlegenden Wespe zu verbergen. Allerdings wäre hier wichtig zu wissen, in welcher Weise und zu welchem Zeitpunkt, d. h. in welchem Stadium der Fruchtreife, die Eiablage erfolgt.

Aber wir müssen vielleicht noch an die Möglichkeit denken, daß die „Wahl" eines Samens als Fraß- und Entwicklungsort von seiten der Junglarve erfolgt und davon abhängig ist, ob ihr der belegte Embryo geeignetes Futter darbietet oder nicht. Im letzteren Falle wäre ein solcher Embryo zwar belegt, aber nicht befressen, bliebe somit unbeschädigt. Diese Möglichkeit einer nutritiv bedingten Junglarvenselektion träfe dann für *Mespilus*- und *Dardari*-Früchte zu, und es würde uns letzten Endes die entweder normal ablaufende oder aber ausbleibende Entwicklung der Larve erkennen lassen, ob *Crataegus*- oder ob *Mespilus*-embryonen belegt wurden. Wir sollten also, ehe diese Möglichkeit nicht mit Sicherheit ausgeschlossen ist, mit Schlüssen auf ein besonders hochentwickeltes Unterscheidungsvermögen des eierlegenden *Syntomaspis*-Weibchens zurückhaltend sein.

Zusammenfassend ist jedenfalls zu sagen, daß *Crataegomespilus Asnieresii* und *Crataegus monogyna* gleichermaßen von *Syntomaspis* geschädigt werden und daß es weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß, festzustellen, ob der Befall der Chimäre im ganzen gesehen tatsächlich geringer ist als beim Weißdorn, wie es allerdings den Anschein hat.

Das bisher unbekannte Vorliegen einer beträchtlichen Samenschädigung bei *Crataegomespilus Asnieresii* ist im Zusammenhang mit den herrschenden Vorstellungen über die Fertilitätsverhältnisse bei Pfropfchimären von besonderem Interesse. Während die Sterilität zahlreicher sexueller Bastarde längst diese oder jene einleuchtende Erklärung gefunden hat, ist das Problem der Chimärensterilität bisher über die ersten, noch recht unbestimmten Deutungsversuche nicht hinausgekommen.

Was speziell die *Crataegomespili* anlangt, so hat zuletzt HABERLANDT für *Crataegomespilus Dardari* völlige Sterilität behauptet. Diese Behauptung wird demnächst in einer weiteren Arbeit ausführlicher widerlegt werden. Im Falle von *Crataegomespilus Asnieresii* soll eine stark geschwächte Fertilität vorliegen. Die als Belege dieser Angabe auf HABERLANDTs Anregung unter CORRENS' Leitung in dessen Institut ausgeführten Aufzuchtversuche ergaben, daß in dem einen Falle von 49 ausgelegten *Asnieresii*-Steinen nur 8 keimten. Von einer zweiten, zahlenmäßig allerdings nicht erfaßten Aussaat ging überhaupt nur ein Sämling auf. Leider werden über die Keimungsprozente der gleichzeitig ausgelegten Steine von *Crataegus monogyna* und *Mespilus germanica* keine Angaben gemacht.

Nach den hier vorgetragenen Befunden kann wohl nicht zweifelhaft sein, daß auch in den HABERLANDT-CORRENSschen Keimversuchen *Syntomaspis* ihre Rolle gespielt hat. Es ist somit unzulässig, aus dem zahlenmäßig geringen Sämlingsaufgang ausgelegter Steine von *Crataegomespilus Asnieresii* auf eine geschwächte Fertilität dieser Chimäre schließen zu wollen. Das gleiche würde für entsprechende Urteile über *Crataegus monogyna* sowie alle übrigen Wirtspflanzen der *Syntomaspis druparum* BOH. gelten.

Daß die Hoffnungen und Erwartungen, den Innenpartner einer Chimäre durch den äußeren schützen zu können, einstweilen keine allzu großen Aussichten haben, eines Tages realisiert zu werden, möge noch durch eine weitere Beobachtung illustriert werden:

Pergandeida cytisorum HTG., die in trockenen Sommern die Fruchttrauben und auch -hülsen von *Laburnum anagyroides* oft massenweise befällt, auf *Cytisus purpureus* dagegen niemals zu finden ist, saugt auch an den Traubenspindeln und Blattstielen von *Laburnum Adami*, ohne sich — entsprechend dem Verhalten von *Syntomaspis* bei *Crataegomespilus Asnieresii* — von der gerbstoffreichen *purpureus*-Decke irgendwie stören zu lassen. Auch hier zielt der Stich des Schädlings, ohne den Charakter der Deckgewebe zu berücksichtigen, offensichtlich ganz spezifische Binnengewebe an, im Falle der saugenden Laus, wie durch RAWITSCHER gezeigt wurde, die Siebteile, insbesondere die Siebröhren der befallenen Achsenorgane (vgl. auch HUBER). Also scheinen Mundteile bzw. Legewerkzeuge in erster Linie die Organe zu sein, mit deren Hilfe der Schädling die von der angeflogenen Wirtspflanze dargebotenen Säfte oder Gewebe beurteilt. Auch das Vorkommen von „Probestichen" unterstreicht diese Auffassung.

Zusammenfassung.

1. Die Früchte von *Crataegus monogyna* und von *Crataegomespilus Asnieresii* werden beide von dem Samenschädling *Syntomaspis druparum*

(Boh.) befallen, der auf *Mespilus germanica* und auch auf *Crataegomespilus Dardari nicht* angetroffen wird.

2. Um zu entscheiden, ob das summarische Befallsverhältnis von 16,5% für *Asnieresii* zu 62,4% für *Crataegus* im Sinne einer Schutzwirkung der Mispeldecke von *Crataegomespilus Asnieresii* gedeutet werden kann, müssen noch weitere Beobachtungen abgewartet werden.

3. Die Tatsache, daß die Früchte von *Crataegomespilus Dardari* von *Syntomaspis* nicht befallen werden, kann möglicherweise als Beweis für das Vorliegen von *Mespilus*-Embryonen und damit einer Diektochimäre mit *Mespilus*-Ektosoma aufgefaßt werden.

4. Haberlandts Behauptung, die Fertilität von *Crataegomespilus Asnieresii* sei stark geschwächt, ist noch unbewiesen. Der von Haberlandt beobachtete geringe Sämlingsaufgang dürfte in erster Linie auf Befall durch *Syntomaspis* zurückzuführen sein.

Literatur.

Baur, E.: Einführung in die Vererbungslehre. Berlin 1930. — Fischer, E.: Beiträge zur Biologie der Uredineen. Mykol. Zbl. **1**, 195—198 (1912). — Haberlandt, G.: Über den Blattbau der *Crataegomespili* von Bronvaux und ihrer Eltern. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **17**, 170—208 (1926). — Das Wesen der *Crataegomespili*. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **20**, 3—23 (1930). — Huber, B.: Die Siebröhren der Pflanzen als Nahrungsquelle fremder Organismen und als Transportbahnen von Krankheitskeimen. Biol. generalis (Wien) **16**, 310—343. — Jørgensen, C. A.: A periclinal tomato-potato-chimera. Hereditas (Lund) **10**, 293—302 (1927). — Klebahn, H.: Impfversuche mit Pfropfbastarden. Flora (Jena) **111/112**, 418—430 (1918). — Lange, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **3**, 181—281 (1927). — Über die Blattentwicklung der *Crataegomespili* von Bronvaux und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **20**, 1—44 (1933). — Noack, K.: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinal-Chimären. Jb. wiss. Bot. **61**, 459—534 (1922). — Noll, F.: Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzgsber. niederrhein. Ges. Nat.- u. Heilk. **1905**, 20—53. — Rasmuson, N.: Über die Möglichkeit von Chimärenbildung bei Reben. Mitt. K. biol. Anst. Land- u. Forstw. **10/11**, 49—50 (1916). — Rawitscher, F.: Wohin stechen die Pflanzenläuse? Z. Bot. **26**, 145 (1933). — Sahli, G.: Die Empfänglichkeit von Pomaceen-Bastarden und -Chimären für Gymnosporangien. Mykol. Zbl. **3**, 10—11 (1913). — Die Empfänglichkeit von Pomaceen-Bastarden, -Chimären und intermediären Formen für Gymnosporangien. Zb. Bakter. Abt. II **45**, 264—301 (1916). — Winkler, H.: Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzgsber. Physik.-math. Ges. Würzburg (Jg. 1913) **1914**, 95—119. — Zacher, F.: Die tierischen Samenschädlinge in Freiland und Lager. Neudamm 1932.

Dr. Friedrich Bergann, Leipzig O 39, Thierschstr. 3.

Planta, Bd. 43, S. 420—439 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN EINEM PENTAPLOIDEN ROSENBASTARD (ROSA HYBR. „315") UND SEINER NACHKOMMENSCHAFT.

Von

H. D. Wulff.

Mit 4 Textabbildungen in 26 Einzeldarstellungen.

(Eingegangen am 23. Dezember 1953.)

I. Einleitung. Herkunft und morphologische Deutung der *R.* hybr. „315".

Vor gut 40 Jahren hatte der Rosenzüchter Mathias Tantau sen. unter mehreren Tausend Sämlingen von *R. canina* eine morphologisch abweichende Pflanze ausgelesen, welche die Bezeichnung *R.* hybr. „315" erhielt. Da sie mit überdurchschnittlicher Winterhärte, guter Mehltauresistenz und recht früher Blütezeit Merkmale bot, die in der Rosenzüchtung sehr wertvoll sind, wurde sie zu gelegentlicher züchterischer Weiterverwendung ausgesondert und im Garten des genannten Züchters in Clashorn bei Bad Bramstedt (Holstein) angepflanzt. In ihrem Habitus offenbart sie außerordentlich starke Ähnlichkeit mit *R. pendulina*, der gegenüber aber auf den ersten Blick ein kräftigerer Aufbau auffällt. Eine Reihe morphologischer Merkmale (Bestachelung, Nebenblätter, Verbleiben der Kelchblätter usw.) weist ebenfalls eindeutig auf *R. pendulina* als den einen Elter hin.

Die Suche nach dem 2. Elter wurde dadurch erleichtert, daß das seinerzeit verwandte Saatgut als „Nebenprodukt" aus einer süddeutschen Konservenfabrik stammte, die das Fruchtfleisch der Hagebutten verarbeitete. Es ist zu vermuten — präzise Angaben sind natürlich nach so langer Zeit nicht mehr zu erlangen gewesen —, daß die Hagebutten irgendwo im süddeutschen Raum von wild wachsenden Rosen gesammelt worden waren und daß *R.* hybr. „315" also ein spontaner Bastard von *R. pendulina* mit einer zweiten dort vorkommenden Rose ist. Weiter eingeengt wurde der Kreis der Nachforschungen durch die Tatsache, daß *R.* hybr. „315" sich bei einer orientierenden Prüfung auf die somatische Chromosomenzahl hin als pentaploid ($2n = 35$) erwies. Da *R. pendulina* ausschließlich als tetraploid bekannt ist (erstmals Täckholm 1920), muß der gesuchte Elter entweder eine hexaploide Rose mit normaler Meiosis oder ein tetraploider Vertreter aus der Sect. Caninae (als Mutter) sein. Unter den wenigen nunmehr noch in Betracht kommenden Rosen sprach der morphologische Vergleich für die letztere Möglichkeit, und zwar speziell für *R. pomifera* subsp. *pomi-*

fera, als vermutlichen 2. Elter. Da diese Art infolge der bei den Caninae ausgeprägten balancierten Heterogamie nur in den Eikernen 21, in den Spermakernen jedoch 7 Chromosomen besitzt, wäre *R.* hybr. „315" aller Wahrscheinlichkeit nach also ein Bastard *R. pomifera* subsp. *pomifera* × *pendulina*. Auf eine ausführliche Darstellung der Morphologie soll verzichtet werden, da Zweifel an der Kreuzbarkeit der beiden Arten nicht bestehen. FAGERLIND (1944, 1951) gibt z. B. an, daß er bei seinen Hybridisierungsversuchen Keimpflanzen bzw. vitale (in Wasser untersinkende) Nüßchen erhalten habe und daß der natürliche Bastard im Hortus Bergianus vorkomme. Auch referierte unter anderem bereits FOCKE (1881) zwei solcher Hybriden.

Bastarde zwischen Rosen der Sect. Caninae und Rosen mit normaler Meiosis (im folgenden abgekürzt: „Rosen m. n. M.") sind seit den ersten Beobachtungen von TÄCKHOLM (1920, 1922) und BLACKBURN u. HARRISON (1921, 1924) mehrfach cytologisch untersucht worden [GUSTAFSSON und HÅKANSSON (1942), GUSTAFSSON (1944), FAGERLIND (1945), BLACKHURST (1948) und WULFF (1952)]. Doch beschränkten sich die Angaben überwiegend auf die sehr variable Syndese der Chromosomen in der meiotischen Pro- und Metaphase, so daß Studien über den gesamten Ablauf der Mikrosporogenese geeignet sind, unsere Kenntnisse zu ergänzen. Cytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft derartiger Bastarde stehen meines Wissens sogar noch vollständig aus. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sei daher die Mikrosporogenese der *R.* hybr. „315" beschrieben und ein Bericht über einige Beobachtungen an ihrer Nachkommenschaft gegeben. Der letztere ist jedoch nur orientierenden und vorläufigen Charakters.

II. Material und Methode.

Von *R.* hybr. „315" wurden Blütenknospen entsprechender Entwicklungsstadien nach Entfernung der Kelch- und Blumenblätter nach CARNOY fixiert und nach Überführung in Paraffin 15 μ dick geschnitten. Anwendung der FEULGENschen Nuclealreaktion wäre aus mehreren Gründen wünschenswert gewesen. Obgleich gegenüber früheren Resultaten (WULFF 1952) infolge Änderung der Fixierung und Hydrolysedauer eine Verbesserung erzielt wurde, befriedigte die Färbung bei weitem noch nicht, so daß nur nach HEIDENHAIN gefärbte Präparate ausgewertet werden konnten.

Im März 1951 sammelte ich einige der am Strauch überwinterten Hagebutten; die in ihnen enthaltenen Nüßchen wurden in Kiel im Gewächshaus des Instituts für Pharmakognosie ausgesät. Keimung erfolgte im Februar/März 1952, und zwar erhielt ich 5 Sämlinge (im folgenden als 1-1952—5-1952 bezeichnet). Sie entwickelten sich zunächst recht gut und gleichmäßig. Anfang Mai wurden erstmals Wurzelspitzen entnommen, doch war — wie sich später herausstellte — die Fixierung unzureichend. Anfang Juni wurden die Sämlinge umgetopft und Mitte Juni erneut fixiert. Inzwischen war der Sämling 3-1952 jedoch bereits eingegangen. Nach der 2. Fixierung wurden die Sämlinge in ihren Töpfen im Freiland eingefüttert. Das Wachstum erfuhr nun eine Hemmung; bei keinem der Sämlinge überschritt die Trieblänge 40 cm. Anfang September 1952 hatte der Sämling 5-1952 seine Vegetation schon völlig abgeschlossen und sämtliche Blätter abgeworfen. Auch die anderen 3 Pflanzen waren recht schwächlich, jedoch noch voll belaubt. Alle wurden im Winter im Freien belassen, wobei ihre Triebe erfroren. Die Topfballen wurden sodann im Frühjahr 1953 ins Freiland ausgepflanzt. Im Mai 1953 überlebten noch die Sämlinge 1-1952 und 4-1952; der letztere ging im

Juni 1953 ein. Blüten wurden in keinem Falle hervorgebracht, so daß nur die Präparate der nach Nawaschin fixierten, 10 μ dick geschnittenen und nach Heidenhain gefärbten Wurzelspitzen für eine cytologische Untersuchung zur Verfügung standen.

Im Frühjahr 1952 machte Tantau sodann eine weitere Aussaat (Stratifizierung) von im Herbst 1951 gereiften und ebenfalls am Strauch überwinterten Hagebutten, aus deren Nüßchen im Frühjahr 1953 wieder 5 Sämlinge aufliefen (1-1953—5-1953). Sie verblieben ununterbrochen im Gewächshaus, wo sie sich zu kräftigen Pflanzen entwickelt und als mehltauresistent erwiesen haben. Beim Sämling 1-1953 betrug die Trieblänge im September 1953 rund 60 cm, bei den übrigen 4 Pflanzen sogar 100—120 cm. Wurzelspitzen konnten äußerer Umstände halber bisher nicht fixiert werden.

Alles benötigte Untersuchungsmaterial überließ mir liebenswürdigerweise der verstorbene Rosenzüchter Mathias Tantau sen. Für die Gewährung einer Sachbeihilfe habe ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, für Hilfeleistungen Frau Dr. Heldt und Frau cand. rer. nat. Haken zu danken.

III. Die Mikrosporogenese der *R.* hybr. „315".

a) Die Syndese und der Ablauf der Meiosis bis zur Metaphase I.

Wie eingangs schon erwähnt, wurde vor genauerer Untersuchung der Meiosis zunächst die somatische Chromosomenzahl bestimmt. In den Griffeln, Filamenten und Konnektiven fanden sich mehrere Platten, die eindeutig $2n = 35$ Chromosomen (Fig. 1) aufwiesen. Dagegen ergaben Zählungen an der ersten meiotischen Metaphase in zahlreichen gut auszählbaren Platten 21 Komplexe (Fig. 3). Diese letztere Zahl mit der somatischen Chromosomenzahl 35 in Einklang zu bringen, ist nur möglich unter der Annahme, daß die meiotische Chromosomenpaarung zur Entstehung von 14 Bivalenten und 7 Univalenten geführt hatte. An Prophasen (Fig. 2), besonders eindringlich aber auch an Anaphasen I (Fig. 6), konnte dieser Konjugationsmodus sodann bestätigt werden.

Das beobachtete Auftreten von $14_{II} + 7_I$ steht in Einklang mit den oben gemachten Angaben über die Abstammung der *R.* hybr. „315". *R. pomifera* bildet ja aus ihren 28 Chromosomen in der Meiosis $7_{II} + 14_I$, wodurch entsprechend dem charakteristischen Ablauf der Makrosporogenese Eizellen mit 21 Chromosomen, und zwar 7 „geminibildenden" und 14 univalenten, entständen. *R. pendulina* hat andrerseits 14 Gemini und führt, als Vater an der Kreuzung beteiligt, mit ihrem Spermakern also 14 Chromosomen dem Eikern zu. Damit ergäbe sich die somatische Zahl von $2n = 35$. Das Zustandekommen des Syndesetyps $14_{II} + 7_I$ wäre, ohne daß sich allerdings ein sicherer Beweis dafür erbringen ließe, wohl am ehesten so zu erklären, daß die vom Spermakern zugeführten 14 Chromosomen sich mit den 7 geminibildenden und 7 univalenten Chromosomen des Eikerns paarten, während das restliche Univalentgenom des Eikernes im Hybriden ungepaart bliebe.

Hinsichtlich des Syndesetyps kommt die *R.* hybr. „315" dem von FAGERLIND erzeugten und cytologisch untersuchten Bastard *R. rubrifolia* × *pendulina* am nächsten, denn auch bei diesem weist die Meiosis „anscheinend regelmäßig 14 Gemini" auf (FAGERLIND 1945, S. 18). „In den Pollenmutterzellen, wo die Affinität der Chromosomen am stärksten ist", zählte ferner schon TÄCKHOLM (1922, S. 223) bei der pentaploiden *R. britzensis* (Nr. 276) und einer sich gleich verhaltenden Form von *R. damascena* (Nr. 277) 14 Bivalente und 7 Univalente und

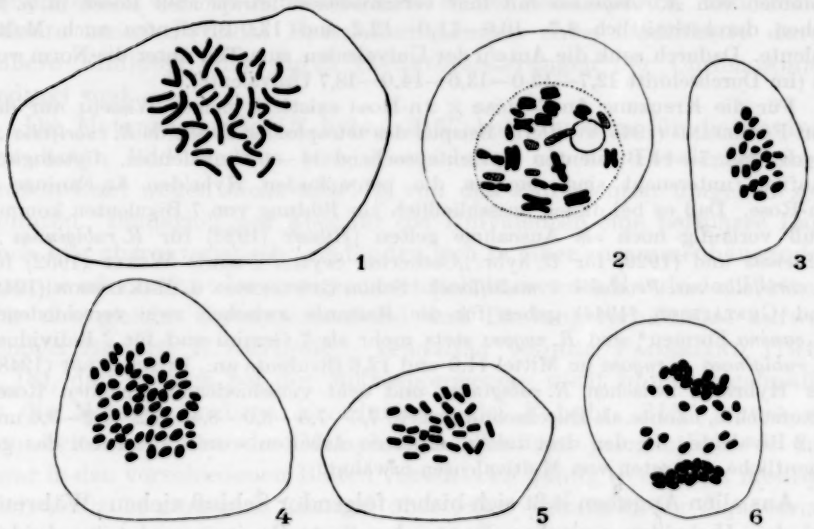


Abb. 1. Fig. 1. Somatische Metaphase aus dem Konnektiv von R. hybr. „315" mit 2n = 35 Chromosomen. Vergr. 1800 ×, wie alles folgende. — Fig. 2. Diakinese von R. hybr. „315" mit 14 Bi- und 7 Univalenten. — Fig. 3. Metaphase I von R. hybr. „315" mit 14 Bi- und 7 Univalenten. — Fig. 4. Dekaploide Pollenmutterzelle von R. hybr. „315" in Metaphase I mit 56 Einheiten ($= 14_{II} + 42_I$). — Fig. 5. Oktoploide Pollenmutterzelle von R. hybr. „5017" in Anaphase I. Eine der 28-chromosomigen Platten. — Fig. 6. Anaphase I von R. hybr. „315". An jedem Pol bereits die 14 Bivalentpartner, die 7 Univalenten geteilt und ihnen an die Pole folgend.

zog daher, neben anderen Möglichkeiten[1], ihre Entstehung aus einer Kreuzung 4n-Caninae × 4n-Rose m. n. M. in Betracht. Allerdings fand TÄCKHOLM auch Pollenmutterzellen mit weniger als 14 Gemini; im Extremfall besaßen die Kerne $10_{II} + 15_I$. War bei beiden Rosen aber immerhin noch eine Tendenz zur Bildung von 14 Bivalenten deutlich ausgeprägt, so zeigte ein anderer Bastard, den TÄCKHOLM (1922, Nr. 275) als Kreuzungsprodukt von *R. mollis* und *R. pimpinellifolia* auffaßte, lediglich die Konfiguration $11_{II} + 13_I$, $10_{II} + 15_I$ oder $9_{II} + 17_I$.

[1] Hier sei nur daran erinnert, daß TÄCKHOLM es ebenfalls für möglich hielt, daß es sich bei den genannten Bastarden um die Verbindung 5n-Caninae × 4n-Rose m. n. M. handeln könnte. Allerdings müßten dann die Eikerne der Caninaemütter nicht 28, sondern „zufälligerweise" nur 21 Chromosomen erhalten haben.

Ähnliche Schwankungen in der meiotischen Chromosomenpaarung bestehen auch bei den Nachkommen aus Kreuzungen 5n-Caninae × 4n-Rose m. n. M., 4n-Caninae × 2n-Rose und 5n-Caninae × 2n-Rose. Für den erstgenannten Fall hexaploider Hybriden ist das konstante Auftreten von $14_{II} + 14_{I}$ ebenso beobachtet worden [*R. tomentosa* × *pimpinellifolia* (Blackburn u. Harrison 1921, 1924; Täckholm 1922, Nr. 284), *R. canina* × *pendulina* (Täckholm 1922, Nr. 283) und die Mehrzahl der Lord Penzanceschen *rubiginosa*-Hybriden (Hurst 1929[1])] wie die Möglichkeit, daß gelegentlich weniger Bivalente vorkommen [*R. alba* (= *R. dumetorum* × *gallica*), *R. canina* × *pimpinellifolia*, *R. rubiginosa* × *gallica* (Täckholm 1922)]. Ferner fand Blackhurst (1948) bei Kreuzungsnachkommen von *R. rubiginosa* mit fünf verschiedenen tetraploiden Rosen m. n. M. neben durchschnittlich 8,7—10,0—11,0—12,2 und 13,0 Bivalenten auch Multivalente. Dadurch sank die Anzahl der Univalenten zum Teil unter die Norm von 14 (im Durchschnitt 12,7—13,0—13,6—14,0—18,7 Univalente).

Für die Kreuzung 4n-Caninae × 2n-Rose existiert meines Wissens nur das von Fagerlind (1945) studierte Beispiel des tetraploiden Bastards *R. rubrifolia* × *rugosa* mit 7—14 Bivalenten und entsprechend 14—0 Univalenten. Cytologisch häufiger untersucht sind dagegen die pentaploiden Hybriden 5n-Caninae × 2n-Rose. Daß es bei diesen ausschließlich zur Bildung von 7 Bivalenten kommt, muß vorläufig noch als Ausnahme gelten [Hurst (1928) für *R. rubiginosa* × *chinensis* und (1929) für *R.* hybr. „Catherine Seyton", sowie Wulff (1952) für *R. coriifolia* var. *Froebelii* × *multiflora*]. Schon Gustafsson u. Håkansson (1942) und Gustafsson (1944) gaben für die Bastarde zwischen zwei verschiedenen *R. canina*-Formen[2] und *R. rugosa* stets mehr als 7 Gemini und für 2 Individuen *R. rubiginosa* × *rugosa* im Mittel 11,9 und 12,6 Bivalente an. Blackhurst (1948), der Hybriden zwischen *R. rubiginosa* und acht verschiedenen diploiden Rosen untersuchte, nannte als Durchschnittswerte 7,5—7,5—8,0—8,4—9,2—9,2—9,6 und 11,2 Bivalente. In den drei zuletzt zitierten Arbeiten wurde außerdem das gelegentliche Auftreten von Multivalenten erwähnt.

Aus allen Angaben läßt sich bisher folgender Schluß ziehen: Während bei den Hybriden zwischen Rosen der Sect. Caninae und tetraploiden Rosen m. n. M. durchweg eine Neigung zu bestehen scheint, ebenso viel oder (seltener) weniger Bivalente zu bilden, als der Zahl der im Spermakern zugeführten Chromosomen (14) entspricht, liegt bei den Bastarden Caninae-Rose × diploide Rose umgekehrt die Tendenz vor, die Anzahl der Gemini über die Anzahl der vom Spermakern zugeführten Chromosomen (7) zu vermehren. Gegenüber der Caninae-Mutter mit ihren 7 Gemini kommt aber in beiden Fällen überwiegend eine erhöhte Syndese zum Ausdruck. Wenn wir uns der Ansicht Fagerlinds anschließen, daß das Auftreten der Univalenten bei den reinen Caninae als Ausdruck eines speziellen, unter anderem Asyndese hervorrufenden Genkomplexes zu werten ist und daß die gesteigerte Syndese bei den Bastarden Caninae-

[1] Der Hurstschen Septett-Theorie ist bereits von mehreren Autoren widersprochen worden. Bei allen hier aus seinen Schriften zitierten Beispielen für die Syndese in Hybriden ist es ungewiß, wieweit sie sich auf exakte cytologische Beobachtungen stützen oder nur Ableitungen auf Grund seiner abzulehnenden Theorie sind.

[2] Eine dritte *canina*-Form, *R. canina* var. *Blondaeana*, war übrigens hexaploid ($7_{II} + 28_{I}$). Der Bastard mit *R. rugosa* hatte 9—15 Bivalente.

Rose × Rose m. n. M. auf der Einführung von Genen beruht, „die störend auf die Tätigkeit der Asyndese hervorrufenden Gene wirken" (FAGERLIND 1945, S. 29), so dürften die erwähnten Beispiele zeigen, daß die eingeführten Genome der verschiedenen Rosen m. n. M. solche Störungen in verschieden starkem Maße bedingen (vgl. WULFF 1952). Für die drei bisher untersuchten Bastarde Caninae-Rose × *R. pendulina* ist es dabei sehr auffällig, daß konstant (oder fast ausschließlich) 14 Bivalente gebildet werden. Im übrigen fehlt noch jede Stellungnahme dazu, wieweit Schwankungen in der Zahl der Bi- und Multivalente innerhalb eines Bastardindividuums etwa modifikativ durch äußere Einflüsse oder durch Strukturänderungen der Chromosomen bedingt sind.

Die Metaphase I der *R.* hybr. „315" bot von dem für die Caninae gewohnten Bild insofern eine Abweichung, als die Bivalenten ihrer großen Zahl wegen nicht allseitig von den Univalenten umgeben sein konnten. Immerhin war aber für die Univalenten eine periphere Lage auch hier charakteristisch: sie fanden sich in einer zusammenhängenden Gruppe oder mehr oder weniger vereinzelt immer am Rande der Platten. Für den gleiche Chromosomenzahl und Bindungsverhältnisse aufweisenden Bastard *R. rubrifolia* × *pendulina* betonte FAGERLIND (1945, S. 18), daß sie sich bei der Mikrosporogenese nicht immer regelmäßig in die Metaphasenebene einordneten. Bei *R.* hybr. „315" waren an den Seitenansichten der Metaphase I allerdings gelegentlich — und zwar in den verschiedenen Blüten verschieden häufig — ein oder mehrere Univalente in geringem Abstand ober- oder unterhalb der Äquatorialplatte polwärts sichtbar. Aber es ist nicht gewiß, ob diese im weiteren Teilungsverlaufe völlig außerhalb der Platten verbleiben oder nicht doch noch mit einiger Verzögerung Anschluß finden. Daß bei der Anaphase I nie ungeteilte Univalente beobachtet wurden, spricht an sich für die letztere Möglichkeit.

Eine sehr auffällige Unregelmäßigkeit für die Metaphase I wurde nur in einem Fall angetroffen, den die Fig. 4 belegt. In einer Pollenmutterzelle traten nämlich statt der üblichen 21 Einheiten ($14_{II} + 7_I$) etwa 56 Komplexe auf. Es ist sehr wahrscheinlich, daß hier eine Pollenmutterzelle mit verdoppeltem, dekaploid gewordenen Chromosomensatz vorlag. Gehen wir aber von einem 70-chromosomigen Kern aus, so lassen sich die beobachteten 56 Komplexe zwanglos nur als 14 Bivalente und 42 Univalente ansprechen. Nach dieser Auslegung bliebe beim Übergang von der Penta- zur Dekaploidie die Anzahl der Bivalenten unverändert, und nur die Univalenten erführen eine Vermehrung. Das würde an das Verhalten der Caninaearten anklingen, für die es ja charakteristisch ist, daß sie bei steigender Polyploidie stets 7 Bivalente — neben 14, 21 oder 28 Univalenten — beibehalten. FAGERLIND (1951)

berichtete zwar von einer hexaploiden *R. stylosa* vom „*alba*-Typ" ($14_{II} + 14_I$), doch scheint hierbei keineswegs die Möglichkeit ausgeschlossen, daß es sich bei dieser „*R. stylosa*" um einen Bastard handelt, denn bisher ist der „*alba*-Typ" lediglich für die Hybriden 5n-Caninae × 4n-Rose m.n.M. bekannt. Auch haben bei *R. omissa* beispielsweise 4n-, 5n- und 6n-Formen übereinstimmend 7 Bivalente (Tischler 1950).

Eingeschaltet sei an dieser Stelle eine Beobachtung, die ich an *R.* hybr. „5017"[1] machte. Bei diesem tetraploiden Bastard aus der Nachkommenschaft von Rosen m. n. M. trat ebenfalls eine Pollenmutterzelle (in der Anaphase I) mit verdoppelter, hier also oktoploider Chromosomenzahl auf (Fig. 5). Sie belegt die Tatsache, daß bei den Rosen gelegentlich Pollenmutterzellen mit verdoppelter Chromosomenzahl vorkommen, so daß die obige Deutung für den bei *R.* hybr. „315" beobachteten Ausnahmefall das richtige treffen dürfte. Es ist sehr auffällig, daß beide autopolyploid gewordenen Pollenmutterzellen in der äußersten Schicht des Archespors dem Tapetum unmittelbar anlagen. Unwillkürlich drängt sich dadurch die Frage auf, ob nicht lokale Störungen in der stofflichen Versorgung durch das Tapetum mit dem Polyploidwerden dieser Pollenmutterzellen in ursächlichem Zusammenhang stehen könnten. Auf welchem speziellen Wege die Verdoppelung der Chromosomenzahl erfolgt ist, bleibt dabei völlig ungewiß. Während Blackburn u. Harrison (1924) für den Bastard *R. Sabini* (= *R. tomentosa* × *pimpinellifolia*) angaben, daß zweikernige Pollenmutterzellen nicht selten waren, wurden solche bei *R.* hybr. „315" und „5017" nicht beobachtet. Immerhin erscheint es nicht unmöglich, daß die oben geschilderten Fälle aus gelegentlichen Syncytiumbildungen zwischen 2 Pollenmutterzellen und anschließenden Kernfusionen resultierten. Man könnte andrerseits aber auch an eine in diesen Kernen der Meiosis ausnahmsweise vorgeschaltet gewesene Endomitosis oder gehemmte Mitosis denken. Definitives läßt sich jedenfalls nicht sagen.

b) Die Mikrosporogenese der R. hybr. „315" von der Anaphase I bis zur Tetradenbildung.

Von einer noch zu schildernden Ausnahme und dem Vorhandensein von 14 statt 7 Bivalenten abgesehen, fand sich in der Anaphase I stets das typische Caninaeschema verwirklicht. Die Trennung der

[1] Bei *R.* hybr. „5017" haben wir es mit einem *R. multibracteata*-Abkömmling aus den Züchtungen Tantaus zu tun, über die an anderer Stelle zu berichten sein wird. Zugrunde liegt die Kreuzung *R.* hybr. „Crimson Glory" × (*R.* hybr. „4202" × „4166"). Die weitere Ableitung wäre: *R.* hybr. „4202" = *R.* hybr. „Poinsettia" × [*R.* hybr. „Danzig" × (*R.* hybr. „Crimson Glory" × *R. multibracteata*)] und *R.* hybr. „4166" = (*R.* hybr. „Danzig" × „Baby Chateau") × *R.* hybr. „Red Better Times".

Bivalentpartner und ihre Polwanderung setzten zuerst ein, die Teilung und Wanderung der Univalenten folgten mit geringer Verzögerung. Die Anaphasebewegung verlief bei den Bivalentabkömmlingen stets, bei den Univalentderivaten gelegentlich ausgesprochen synchron (Fig. 6). Unregelmäßigkeiten verschiedener Art waren bei den letzteren aber das häufigere. Beispielsweise konnten die Abkömmlinge eines Univalents gleichmäßig zurückbleiben (Fig. 7) oder aber die Bewegung nach beiden Polen hin asymmetrisch erfolgen (Fig. 8a und b). Meistens

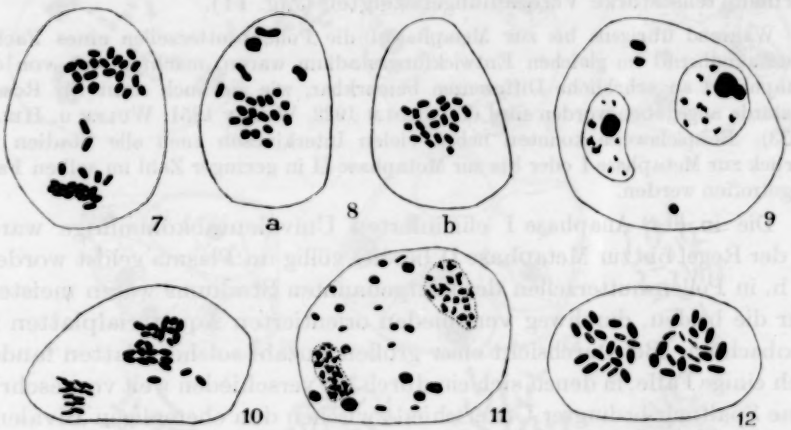


Abb. 2. Fig. 7. Anaphase I von R. hybr. „315". Die Abkömmlinge eines Univalents als Nachzügler. — Fig. 8. Anaphase I von R. hybr. „315" in Polansicht. a Obere Platte mit 17 Chromosomen, peripher im Plasma fünf aufquellende Univalentderivate. b Untere Platte mit 20 Chromosomen. — Fig. 9. Interkinese von R. hybr. „315" mit 2 Kernen und 3 peripheren Chromatinklumpen. — Fig. 10. Anaphase I von R. hybr. „315". Die Bi- und Univalenten in zwei getrennten Gruppen. — Fig. 11. Interkinese von R. hybr. „315" mit 2 Kernen und 20 extranucleären Chromatinkörpern. Fig. 12. Metaphase II von R. hybr. „315" mit 2 Äquatorialplatten von 19 bzw. 20 Chromosomen. Deutlicher Unterschied in der Dicke der Bi- und der Univalenten.

fanden sich am Ende der Anaphase I zwischen den beiden sich bildenden Interkinesekernen Univalentnachzügler, die schnell eine periphere Verlagerung und starke Aufquellung erfuhren (Fig. 8a und b; 9). Es wurden stets nur 2 Interkinesekerne je Pollenmutterzelle beobachtet, deren Chromosomenzahl infolge der Univalenteliminierung recht variabel war. Sie bewegte sich zwischen 21 und 16, d. h. es wurden gelegentlich gar keine, niemals aber alle Univalenten in der Anaphase I ausgestoßen.

Die einzige erheblich vom Caninaetyp der Mikrosporogenese abweichende Störung in der frühen Anaphase I ist in der Fig. 10 dargestellt. Hier waren in einer Pollenmutterzelle 2 Chromosomengruppen gebildet worden. Die eine bestand aus den bereits mehr oder weniger getrennten 14 Bivalenten, die andere aus den 7 Univalenten, die auch deutlich eine bereits vollzogene Teilung zeigten. Die räumliche Absonderung der Univalenten von den Bivalenten erinnert zwar an die Vorgänge bei der

Caninaemakrosporogenese, doch ihre Lagerung weit seitlich von den Polen der Bivalentspindel und ihre dort erfolgende Teilung verweisen die gesamte Erscheinung in den Bereich des Pathologischen. Fälle, wie der eben geschilderte, oder ähnliche grobe Abweichungen vom Normalverlauf, vielleicht auch eine nachträgliche Fragmentierung der degenerierenden Univalentderivate mögen dafür verantwortlich sein, wenn sich in einer Pollenmutterzelle außer den beiden Interkinesekernen 20 degenerierende Chromatinkörper fanden, die teils noch Chromosomenformen, teils starke Verquellungen zeigten (Fig. 11).

Während übrigens bis zur Metaphase I die Pollenmutterzellen eines Faches stets annähernd im gleichen Entwicklungsstadium waren, machten sich von der Anaphase I an erhebliche Differenzen bemerkbar, wie sie auch sonst für Rosenbastarde angegeben worden sind (Täckholm 1922, Wulff 1951, Wulff u. Heldt 1953). Beispielsweise konnten neben vielen Interkinesen auch alle Stadien bis zurück zur Metaphase I oder bis zur Metaphase II in geringer Zahl im selben Fach angetroffen werden.

Die in der Anaphase I eliminierten Univalentabkömmlinge waren in der Regel bis zur Metaphase II bereits völlig im Plasma gelöst worden, d. h. in Pollenmutterzellen des letztgenannten Stadiums waren meistens nur die beiden, durchweg verschieden orientierten Äquatorialplatten zu beobachten. Bei Durchsicht einer großen Anzahl solcher Platten fanden sich einige Fälle, in denen sich ein durch die verschieden weit vorgeschrittene Spaltung bedingter Unterschied zwischen den ehemaligen Bivalentpartnern und den Univalentderivaten deutlich ausprägte (Fig. 12, vgl. auch Täckholm 1922 ebenfalls für die Anaphase I).

Neben ziemlich regelmäßiger und offenbar recht rascher Wanderung der Bivalentabkömmlinge an die Pole fiel in der Anaphase II eine sehr ungeordnete und stark gehemmte Bewegung der Univalentderivate auf (Fig. 13), nachdem diese stets in der Metaphase/Anaphase II eine Teilung erfahren hatten. Zur Bildung besonderer Kleinkerne aus ihnen kam es aber meistens nicht, sondern sie wurden wie in der Anaphase I nach Verlagerung an die Peripherie und starker Aufquellung endlich im Plasma gelöst. Es war also durchaus die Regel, daß die Meiosis mit der Bildung von 4 Kernen je Pollenmutterzelle abschloß, neben denen eine variable Anzahl extranucleärer Chromatinklumpen aufzufinden war (Fig. 14).

Zählungen an der Anaphase II ergaben, daß die vier entstehenden Kerne in der weit überwiegenden Zahl der Fälle 14 Chromosomen — eben die Bivalentabkömmlinge — enthielten (Fig. 13). Lediglich in einer Anaphaseplatte wurden eindeutig nur 12 Chromosomen gezählt. Wenn bisher auch immer mit einer konstanten meiotischen Paarung zu $14_{II}+7_{I}$ gerechnet und anderes in früheren Stadien nicht beobachtet wurde, so könnte das Auftreten eines 12-chromosomigen Kerns in der Anaphase II doch darauf schließen lassen, daß sehr selten ebenfalls andere

Konjugationsmodi vorkommen ($12_I + 11_{II}$, vielleicht auch $13_{II} + 9_I$, oder gar einzelne Multivalente?).

Eine andere Frage wäre, ob gelegentlich auch mehr als 14 Chromosomen in den jungen Tetradenkernen zu erwarten sind (vgl. TÄCKHOLM 1922). Die direkte Beobachtung ergab zwar keinen Anhalt dafür, doch soll diese Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen werden. Es wäre immerhin denkbar, daß in der Anaphase II ausnahmsweise nicht alle

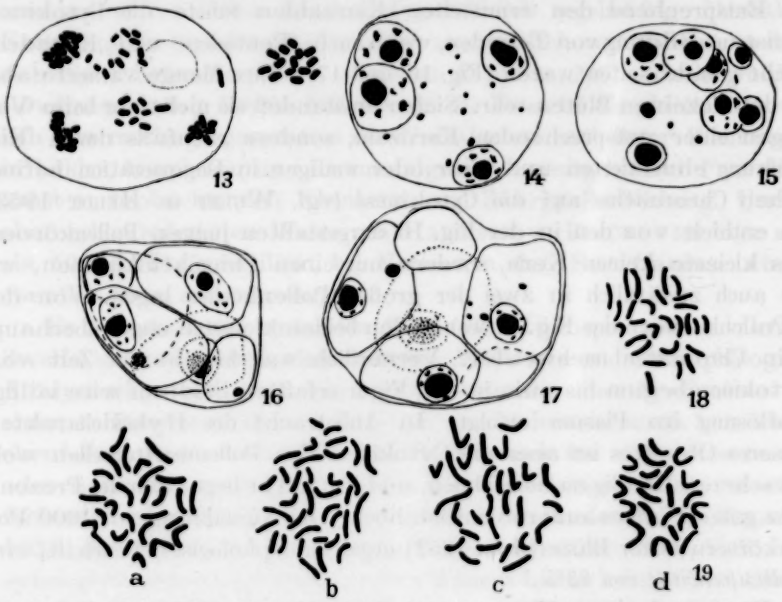


Abb. 3. Fig. 13. Anaphase II von R. hybr. „315". Univalentderivate mit sehr unregelmäßiger Bewegung, eines bereits peripher gelegen. Die obere Spindel ist stark gebogen, so daß die 14 Bivalente enthaltende, herausgezeichnete Platte an der Stelle des punktierten Kreises sehr hoch über den Univalentderivaten liegt. — Fig. 14. R. hybr. „315". Ende der Meiosis mit 4 Kernen und mehreren im Plasma liegenden Univalentderivaten. — Fig. 15. R. hybr. „315". Pollenmutterzelle am Ende der Meiosis mit 7 Kernen und einigen, zum Teil stark gequollenen Univalentderivaten im Plasma. — Fig. 16. Pollenpentade von R. hybr. „315" mit vier großen und einem kleinen Pollenkorn. Zwei der größen und das kleine Pollenkorn enthalten Chromatinklumpen. — Fig. 17. Pollenhexade von R. hybr. „315". In zwei der großen Pollenkörner extranucleäres, in den beiden kleinen kein Chromatin nachweisbar. — Fig. 18. Somatische Metaphase aus der Wurzelspitze von R. hybr. „51551" (= R. hybr. „Schweizer Gruß" × „315") mit 28 Chromosomen. — Fig. 19. Somatische Metaphasen aus den Wurzelspitzen der nach unkontrollierter Bestäubung entstandenen Sämlinge von R. hybr. „315". a Sämling 1-1952, 2n = 28. b Sämling 2-1952, 2n = 35. c Sämling 4-1952, 2n = 28. d Sämling 5-1952, 2n = 21.

Univalentderivate eliminiert und dementsprechend Kerne mit einem um ein bis wenige Chromosomen erhöhten Satz gebildet werden. Im Hinblick auf die im Abschnitt IV zu schildernden Untersuchungen sei aber ausdrücklich betont, daß eine etwaige Entstehung 7-chromosomiger Tetradenkerne absolut unmöglich erscheint und daß der gesamte Ablauf der Meiosis vielmehr dafür spricht, *daß die überwiegende Menge der Pollenkörner von R. hybr. „315" 14 Chromosomen enthalten muß.*

Als Ausnahmen sind die Fälle zu werten, in denen es am Ende der Meiosis zur Bildung von mehr als 4 Kernen kam. Neben einigen Pollenmutterzellen mit 5 und 6 Kernen wurden als Extrem einmal 7 Kerne aufgefunden (Fig. 15). In vier der Kerne waren dabei außer dem riesigen Nucleolus auch Chromatinkörnchen zu beobachten, drei zeigten um den Nucleolus herum eine völlig leer erscheinende Zone. Zusätzlich fanden sich ferner noch Chromatinreste im Plasma.

Entsprechend den ermittelten Kernzahlen führte die Cytokinese meist zur Bildung von Tetraden, wenn auch „Pentaden" und „Hexaden" nicht gerade selten waren (Fig. 16 und 17). Ihre Menge variierte aber in den einzelnen Blüten sehr. Sicher entstanden sie nicht nur beim Vorliegen einer entsprechenden Kernzahl, sondern ebenfalls durch Einwirkung eliminierten und mehr oder weniger in Degeneration befindlichen Chromatins auf die Cytokinese (vgl. Wulff u. Heldt 1953). So enthielt von den in der Fig. 16 dargestellten jungen Pollenkörnern das kleinste keinen Kern, sondern nur einen Chromatinklumpen, wie sie auch zusätzlich in zwei der großen Pollenkörner lagen. Von den 6 Pollenkörnern der Fig. 17 war in den beiden kleinsten sogar überhaupt kein Chromatin nachweisbar. Vermutlich war hier in der Zeit vom Cytokinesebeginn bis zum in der Figur erfaßten Stadium seine völlige Auflösung im Plasma erfolgt. In Anbetracht des Hybridcharakters unseres Objektes ist aber die Cytokinese der Pollenmutterzellen wohl als sehr regelmäßig zu bezeichnen, und in der Tat liegt auch der Prozentsatz guten Pollens außerordentlich hoch. Die Auszählung von 1000 Pollenkörnern einer Blüte (Juni 1952) ergab, morphologisch beurteilt, *eine Pollenfertilität von 83%*.

In einer früheren Zusammenstellung (Wulff 1952) wurde bereits betont, daß das Verhalten der Univalenten während der Caninaemikrosporogenese sehr variabel sein kann und, wenn auch nicht ausschließlich, so doch weitgehend den Prozentsatz sterilen Pollens bestimmt. Es bestehen dabei nicht nur Unterschiede zwischen den einzelnen Arten und Bastarden, bei denen für die Pollenfertilität Werte von 0—90% genannt wurden (z. B. Harrison u. Blackburn 1927), sondern selbst bei den Blüten einer Pflanze oder den Antheren einer Blüte vermögen sich modifizierende Einflüsse noch unbestimmter Art auf das Verhalten der Univalenten und damit auf die Qualität des Pollens geltend zu machen (Täckholm 1922, Wulff 1952). Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen über den Ablauf der Mikrosporogenese (vgl. Wulff 1952) waren aber nur diejenigen Fälle einer Erklärung zugänglich, wo der Prozentsatz fertilen Pollens höchstens 50% beträgt, d. h. wo die Meiosis mit der Entstehung von 8 Kernen abschließt (4 großen, die prinzipiell die Geminiabkömmlinge, und 4 Kleinkernen, welche in der Anaphase II eliminierte Univalente enthalten). Die von Harrison u. Blackburn

(1927) angeführten Beispiele für das Vorkommen von 50—70% (*R. fallens*, *R. omissa*) und 75—90% (*R. senticosa*, *R. mollis*) guten Pollens waren ebenso noch durch eingehendere cytologische Untersuchungen zu unterbauen wie die kurzen Angaben TÄCKHOLMs über *R. Pokornyana* (= *R. canina* × *rubrifolia*).

Wenn TÄCKHOLM (1922, S. 237) für die letztgenannte Rose, von der ihm nur lückenhaftes Untersuchungsmaterial vorlag, sagte: „Die Tetraden sind bei diesem Bastard ungewöhnlich regelmäßig; überzählige Kerne und Zwergzellen sind nämlich nur spärlich vorhanden", so deckt sich dieser Befund mit dem obigen an *R.* hybr. „315". Es ist wohl anzunehmen, daß in beiden Fällen auch die Ursache die gleiche ist, nämlich eine rasche Degeneration der Univalenten nach ihrer Eliminierung in beiden Anaphasen und daraus folgend ein weitgehender Fortfall der sonst zu beobachtenden Kleinkern- und Zwergpollenbildung. Und die oben schon referierten Werte von HARRISON u. BLACKBURN über mehr als 50%ige Pollenfertilität bei Vertretern der Sect. Caninae dürften ebenfalls so zu erklären sein.

Es kann nach dem gesamten Ablauf der Mikrosporogenese kaum ein Zweifel daran bestehen, daß *R.* hybr. „315", wie es die morphologische Analyse schon andeutete, ein Bastard zwischen einer 4n-Caninae- und einer 4n-Rose m. n. M. ist. Doch sei vergleichsweise noch kurz auf die ebenfalls zu Pentaploidie führenden Kreuzungen 4n- × 6n-Rose m. n. M. oder reziprok eingegangen. Solche Hybridisierungen sind zwar mehrfach mit wechselndem Erfolg vorgenommen worden (z. B. ERLANSON 1934; RATSEK, FLORY u. YARNELL 1940; FAGERLIND 1944, 1948), doch cytologisch untersucht wurde meines Wissens bisher lediglich ein Bastard aus dem Hortus Bergianus, den TÄCKHOLM (1920, 1922) als *R. nutkana* × *pendulina* auffaßte. Nach den kurzen Angaben des eben genannten schwedischen Autors zu urteilen, erfolgte zwar bei der Mikrosporogenese eine Paarung zu $14_{II} + 7_{I}$ (oder $13_{II} + 9_{I}$) doch war das Verhalten der Univalenten, die in der Anaphase I zum Teil ungespalten an die Pole transportiert wurden, ein gänzlich anderes als bei *R.* hybr. „315", wo, wie wir sahen, stets ihre zweimalige Spaltung und endliche Eliminierung durchgeführt wurde. Letztere unterblieb offenbar bei *R. nutkana* × *pendulina*. Es wurden regelmäßige Tetraden gebildet, doch fand in unmittelbarem Anschluß an die homöotype sehr häufig noch eine weitere Teilung statt. Bei dieser handelt es sich, ähnlich wie bei der sog. „dritten meiotischen Teilung", die MECHELKE (1951) für ein steriles trisomes *Antirrhinum majus* schilderte, wohl um eine ausgesprochen pathologische Erscheinung, die vielleicht aus der unbalancierten Konstitution der Kerne zu verstehen ist. Über die Qualität des Pollens äußerte TÄCKHOLM sich nicht. Sie dürfte wahrscheinlich infolge Fehlens der Univalenteliminierung und der Entstehung von

Tetradenkernen mit aberranten Chromosomenzahlen sehr schlecht sein. Der Hagebuttenansatz der offenbar schon älteren Pflanze war minimal: „In den beiden letzten Jahren haben jährlich 2 Scheinfrüchte volle Reife erreicht. Diese enthielten je ein oder ein paar ausgebildete Nüßchen" (Täckholm 1922, S. 221). Sowohl bei freiem Abblühen als auch in gewissen Kreuzungen ist demgegenüber die Fertilität von *R.* hybr. „315", wie im folgenden zu zeigen sein wird, außerordentlich hoch.

IV. Die Nachkommenschaft der *R.* hybr. „315".

a) Bericht über die bisherigen Kreuzungen.

Die gute Resistenz gegen Mehltau und die überdurchschnittliche Winterhärte der *R.* hybr. „315" hatten den Züchter Tantau mehrfach zur Vornahme von Kreuzungen veranlaßt. So wurde in den Jahren 1928—1933 eine bestimmte Form von *R. canina* (vgl. Wulff 1952, S. 233) wiederholt mit Pollen von *R.* hybr. „315" bestäubt. Die Versuche verliefen jedoch völlig negativ; in reziproker Richtung wurden sie nicht unternommen.

Ich habe ferner bereits darüber berichtet (Wulff 1952), daß das erwähnte Individuum von *R. canina* nicht mit *R. multiflora*, wohl aber mit *R. coriifolia* var. *Froebelii* kreuzbar war. Der dabei erhaltene Bastard, als *R.* hybr. „327" bezeichnet, ließ sich seinerseits ohne Schwierigkeiten reziprok mit *R. multiflora* kreuzen. Experimente des Sommers 1953 ergaben Analoges für *R.* hybr. „315". Während deren Bastardierung mit derselben *canina*-Ausgangsform sich als unmöglich erwies, führten die reziproken Kreuzungen zwischen *R.* hybr. „315" und *R.* hybr. „327" jedenfalls zum Ansatz von Hagebutten.

Bei der Verbindung *R.* hybr. „327" × „315", aus der eine hexaploide Nachkommenschaft zu erwarten ist, da die Eizellen von *R.* hybr. „327" in der Regel 28, der funktionsfähige Pollen von *R.* hybr. „315" 14 Chromosomen besitzt, führten alle Bestäubungen zum Ansatz von Hagebutten. Diese waren am 22. September 1953 im Durchschnitt unwesentlich kleiner, aber etwas intensiver rot gefärbt, als die gleichfalls kurz vor der Reife stehenden spontan angesetzten Hagebutten. Keimfähigkeit der in ihnen enthaltenen Nüßchen ist zu erwarten.

Die reziproke Kreuzung *R.* hybr. „315" × „327" war an 20 Blüten ausgeführt worden. Nur aus zwei von diesen hatten sich jedoch bis zum 22. September 1953 am Strauch verbliebene Hagebutten entwickelt. Während die spontan angesetzten Hagebutten schon nahezu ausgereift und ausnahmslos tiefrot gefärbt waren, zeigte die eine aus der künstlichen Bestäubung hervorgegangene Hagebutte noch völlige Grünfärbung; die zweite war am Grunde etwas angefault und wies daher eine teilweise Verfärbung des Grüns in Gelb auf. Beide waren

nur etwa halb so groß als die spontan (durch Selbstbestäubung?) gebildeten Hagebutten. Soweit die Blüten also nicht bereits kurz nach der künstlichen Bestäubung abgeworfen werden, scheint diese Kombination eine starke Entwicklungshemmung zu bedingen. Es ist kaum damit zu rechnen, keimfähige Nüßchen zu erhalten. An sich sollten aus dieser Kreuzung 28-chromosomige Sämlinge hervorgehen (Eizelle von *R.* hybr. „315" mit 21, Pollenkorn von *R.* hybr. „327" mit 7 Chromosomen).

Unbefriedigend waren ferner die bisherigen Versuche einer direkten Einkreuzung der *R.* hybr. „315" in Edelrosen. Zur Zeit existieren lediglich 2 Pflanzen aus der Verbindung *R.* hybr. „Schweizer Gruß" × „315". Beide zeigen Entwicklungshemmungen, die sich in mangelnder Blütenbildung und stark herabgesetztem Wachstum äußern. In 3jähriger Gewächskultur haben sich diese Hybriden nur zu ausgesprochenen Zwergpflanzen entwickelt, ohne zu blühen. Immerhin war es möglich, an Wurzelquerschnitten ihre somatische Chromosomenzahl zu ermitteln. Sie beträgt $2n = 28$ (Fig. 18). Da *R.* hybr. „Schweizer Gruß", eine Polyanthahybride, nach meiner Feststellung die gleiche Chromosomenzahl besitzt, stützt die bei diesen Bastarden aufgefundene Tetraploidie die oben schon auf Grund des cytologischen Befundes geäußerte Ansicht, *daß die funktionsfähigen Pollenkörner von R. hybr. „315" 14 Chromosomen haben.*

b) Vorläufige Beobachtungen an Sämlingen der R. hybr. „315".

R. hybr. „315" blüht bereits Ende Mai/Anfang Juni mit an unbestachelten, drüsigen Stielen einzeln stehenden, dunkelrosa Blüten von etwa 4,5 cm Durchmesser, aus denen sich bis 3,5 cm lange und bis 1,5 cm dicke, am oberen Ende flaschenförmig verjüngte Hagebutten entwickeln (Abb. 4). Bei freiem Abblühen ist der Ansatz praktisch 100%ig. Nach Angaben des Züchters TANTAU soll eine Selbstbestäubung der Blüten vorm oder beim Öffnen erfolgen, eine Möglichkeit, für die sich FAGERLIND (1951, S. 164) ganz allgemein für die Caninae-Rosen aussprach. Doch ist diese Ansicht — wie die weiter unter zu referierenden Chromosomenzahlen nach freiem Abblühen entstandener Sämlinge zeigen werden — mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen, jedenfalls soweit es die *R.* hybr. „315" angeht. Es ist vielleicht so, daß die Selbstbestäubung sich nicht immer auf alle Narben erstreckt und daß einige für eine spätere Fremdbestäubung frei bleiben.

Ende September 1953 wurden 9 Hagebutten auf den Ansatz von Nüßchen untersucht. Die Anzahl der Samenanlagen (insgesamt 257) variierte je Hagebutte um den Mittelwert 29,5 (Extremwerte 24 und 39). Die Gesamtzahl der Nüßchen betrug 84, je Hagebutte waren 5—12, im Mittel 9,3 vorhanden. Aus rund 33% der Samenanlagen

hatten sich also Nüßchen entwickelt; ob die übrigen Samenanlagen überhaupt nicht befruchtet worden oder bald nach der Befruchtung abgestorben waren, ließ sich leider nicht mehr entscheiden. Von den 84 geernteten Nüßchen sanken 78 in Wasser unter, 6 kleinere schwammen. Wenn wir die Wasserprobe als ausreichenden Nachweis für eine Embryonenvitalität ansehen, so läge diese, bezogen auf die Nüßchenzahl, bei 93% oder, bezogen auf die Anzahl der Samenanlagen, bei 31%.

Da zunächst nur daran lag, die Keimfähigkeit der Nüßchen zu erproben und möglicherweise einige Sämlinge zur Bestimmung der Chromosomenzahlen zu erhalten, wurde bei den in Abschnitt II bereits geschilderten Aussaaten das Keim-

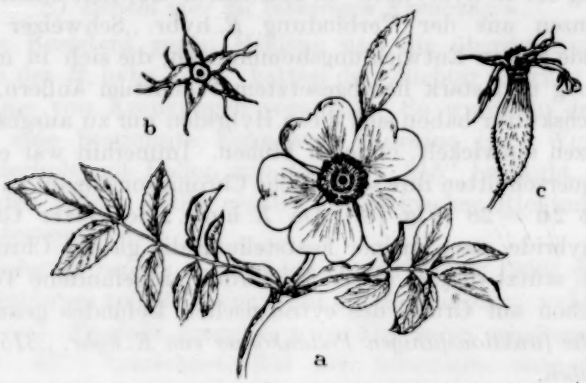


Abb. 4 a—c. R. hybr. „315". a) Blüte, b) junge Scheinfrucht in Aufsicht und c in Seitenansicht. $^1/_2$ natürliche Größe.

prozent bedauerlicherweise nicht ermittelt. Wenn es bei den Versuchen der Jahre 1951 und 1952 mit je 5 Sämlingen sehr niedrig zu liegen scheint, so dürfte das seine Ursache darin haben, daß beide Probeaussaaten im 2. Frühjahr nach der Nüßchenreife abgebrochen wurden. Erfahrungsgemäß laufen aber bei den Caninaearten und -bastarden, besonders wenn während des Überliegens eine Austrocknung erfolgt, häufig nur wenige Sämlinge schon im 2. Frühjahr und die große Menge erst im 3. Frühjahr nach Reife auf.

Daß die erhaltenen Sämlinge in ihrer Vitalität sehr differierten, wurde bereits in Abschnitt II gesagt. Unterschiede bestanden ferner hinsichtlich der Morphologie (Menge, Größe und Form der Stacheln, Größe und Zähnelung der Fiederblättchen, Gestalt der Nebenblätter). Sie seien hier im einzelnen nicht näher besprochen, da weder sicher ist, ob die Eltern der *R.* hybr. „315" homozygot waren, noch ob Selbst- oder Fremdbefruchtung zur Bildung der spontan angesetzten Hagebutten der *R.* hybr. „315" geführt hatte. Eine kurze Besprechung verdienen aber die Chromosomenzahlen der Sämlinge des Jahres 1952.

Nachdem oben dargelegt wurde, daß bei der Mikrosporogenese — abgesehen von dem veränderten Mengenverhältnis Bivalente/Univalente — das Caninaeschema jedenfalls in bezug auf die 2malige Spaltung der Univalenten und die Eliminierung ihrer Derivate sowie in

bezug auf die Entstehung von fertilen Mikrosporen mit einer der Bivalentzahl gleichen Chromosomenzahl gewahrt blieb, ist es naheliegend, für die bisher nicht untersuchte Makrosporogenese ein analoges Befolgen des Caninaeschemas anzunehmen. Mit anderen Worten: entsprechend der sonst bei den Caninaearten und -bastarden auftretenden balancierten Heterogamie wäre für *R.* hybr. „315" zu fordern, daß die Eikerne 21 Chromosomen enthalten (nämlich 14 Bivalentabkömmlinge und 7 Univalentderivate). Wieweit wird nun diese Forderung, nach den Chromosomenzahlen der Sämlinge des Jahres 1952 zu urteilen, erfüllt? Für die 4 Sämlinge, von denen Wurzelspitzen zur cytologischen Untersuchung zur Verfügung standen, wurden die folgenden Zahlen ermittelt:

Sämling 1-1952: $2n = 28$ (Fig. 19a),
Sämling 2-1952: $2n = 35$ (Fig. 19b),
Sämling 4-1952: $2n = 28$ (Fig. 19c),
Sämling 5-1952: $2n = 21$ (Fig. 19d).

Die bei Selbstbefruchtung zu erwartende Zahl $2n = 35$ (Eikern mit 21 + Spermakern mit 14 Chromosomen) besaß also nur der Sämling 2-1952. Unter der Voraussetzung einer Fremdbestäubung durch ein haploides Pollenkorn (Eikern von *R.* hybr. „315" mit 21 + fremder Spermakern mit 7 Chromosomen) wäre ferner auch die somatische Zahl 28 der Sämlinge 1-1952 und 4-1952 erklärlich. Erhebliche Schwierigkeiten in der Deutung verursacht aber die besonderes Interesse verdienende Triploidie des Sämlings 5-1952. Sie zwingt zu der Annahme, daß entweder Abweichungen bei der Makrosporogenese vorzukommen vermögen oder aber eine haploide Parthenogenesis vorliegt.

Die letztere Alternative einer parthenogenetischen Entwicklung „normaler" 21-chromosomiger Eizellen dürfte recht unwahrscheinlich sein, denn für die Gattung *Rosa* ist meines Wissens bisher noch kein einziges Beispiel einer haploiden Parthenogenesis erbracht worden. Selbst eine etwa auf diploider Parthenogenesis oder Apogamie beruhende Agamospermie, für die man sich früher oft aussprach, muß nach den neueren Untersuchern, insbesondere FAGERLIND (zuletzt 1951), für die Rosen der Sect. Caninae als widerlegt gelten.

Die weiter oben erwähnte Möglichkeit, nämlich Abweichungen bei der Makrosporogenese anzunehmen, ist zweifellos näher liegend. Bereits nach den Beobachtungen TÄCKHOLMs (1922) scheinen selbst bei reinen Caninaearten Störungen in der Univalentverteilung nicht selten zu sein, so daß dieser Autor schloß, daß nur 75% der Eizellen neben den 7 Geminipartnern alle Univalenten erhalten würden. An eine teilweise gestörte Univalentwanderung dachte TÄCKHOLM wohl auch, wenn er bei 5n-Caninae das Auftreten von Eikernen mit „zufälligerweise" 21 statt 28 Chromosomen in Betracht zog (z. B. bei der Entstehung von *R. britzensis* und einer pentaploiden Form von *R. damascena*). Und bei dem im Vergleich mit *R.* hybr. „315" besonders interessierenden,

abstammungsmäßig ähnlichen Bastard *R. rubrifolia* × *pendulina* verteilten die Univalenten „sich nicht immer unipolar während der Makrosporogenese" (FAGERLIND 1945, S. 16).

Nach beiden Zitaten könnte es bei *R.* hybr. „315" durchaus so sein, daß die 7 Univalenten in der ersten meiotischen Anaphase der Makrosporenmutterzelle gelegentlich alle an den chalazalen statt an den mikropylaren Pol gelangen. Die mikropylare Makrospore würde in diesem Fall also nur 14 Bivalentabkömmlinge erhalten, und wenn sich sodann in der bei den Rosen üblichen Weise aus ihr die Embryosackentwicklung vollzöge, so wäre der Eikern also 14-chromosomig. Fremdbefruchtung durch einen 7-chromosomigen Spermakern vermöchte schließlich einen triploiden Sämling zu ergeben.

Aber nicht nur eine solche inverse Verteilung aller Univalenten und eine anschließende Bildung des Embryosackes aus der mikropylaren Makrospore würde zur Entstehung 14-chromosomiger Eikerne führen müssen, sondern die letzteren wären auch zu erwarten, wenn bei normaler Univalentwanderung zum mikropylaren Pol hin die chalazale Makrospore zum Embryosack auswüchse, also eine „Gonenkonkurrenz" sich auswirkte.

Für die von ihm untersuchten Caninaearten nahm HURST (1931, S. 138) dazu bereits folgendermaßen Stellung: The two chalazal cells, containing only the seven chromosomes, usually degenerate rapidly, though even here one may at times find one division taking place." Und er folgerte sogar weiter (S. 139): „If one of the lower cells should persist and form an embryo-sac an interesting result might follow in the formation of a diploid species by fertilisation with a seven chromosome male gamete. Such an occurrence is remote, however, ..." Auf diese von HURST erstmals erwogene Abweichung, die als Gonenkonkurrenz aufzufassen wäre, bezog ich mich — neben einer inversen Univalentverteilung — schon früher (WULFF 1952), als ich in der Nachkommenschaft eines Caninaebastards mit der Paarung $7_{II} + 21_{I}$ außer den erwarteten Wurzelspitzen mit 35 Chromosomen ausnahmsweise eine Wurzelspitze (vermutlich eine Pflanze) mit $2n = 14$ Chromosomen fand.

Wenn wir von einer Agamospermie, die im letzten Fall ohnehin nicht in Frage kommen kann, ganz absehen, so bliebe doch durch weitere Untersuchungen zu klären, ob bei den Caninaebastarden gelegentlich eine inverse Verteilung aller Univalenten oder eine Gonenkonkurrenz aufzutreten vermögen. Eine genaue Analyse der Makrosporogenese der *R.* hybr. „315" und eine cytologische Untersuchung aus kontrollierter Selbstbestäubung entstandener Sämlinge sind dazu erforderlich. Da die entsprechenden Fixierungen und Selbstungen aber erst im Frühjahr 1954 vorgenommen und die ersten Sämlinge günstigstenfalls im Jahre 1956 erwartet werden können, sollte an dieser Stelle jedenfalls schon eine vorläufige Auswertung der bisher vorliegenden Beobachtungen erfolgen und auf das sich darbietende Problem aufmerksam gemacht werden.

Tabelle 1. *Stomatalänge in $^1/_{1000}$ mm nach je 100 Messungen.*

Planze	Mittelwerte	Differenzen der Mittelwerte			
R. hybr. „315" . .	36,63 ± 0,25	5,59 ± 0,35			
Sämling 1-1952 . .	31,04 ± 0,25				
Sämling 1-1953 . .	29,87 ± 0,30				
Sämling 2-1953 . .	29,08 ± 0,26				
Sämling 3-1953 . .	31,03 ± 0,28				
Sämling 4-1953 . .	31,51 ± 0,17	1,55 ± 0,29	2,03 ± 0,36	3,98 ± 0,35	3,19 ± 0,38
Sämling 5-1953 . .	33,06 ± 0,23				

Wie in anderen Fällen gehen auch bei den hier erwähnten Pflanzen mit den verschiedenen Polyploidiestufen Unterschiede in der Spaltöffnungslänge parallel. Entsprechende Messungen wurden allerdings erst im September 1953 gemacht, als nur noch der tetraploide Sämling 1-1952 überlebte. Gegenüber der pentaploiden Mutter *R.* hybr. „315" ist die Länge der Stomata um 5,59 μ ± 0,35 geringer (Tabelle 1).

In diesem Zusammenhang seien auch die im Jahre 1953 aufgelaufenen 5 Sämlinge noch kurz erwähnt, deren Chromosomenzahlen äußerer Umstände halber bisher nicht festgestellt werden konnten. Definitive Schlüsse würden auch sie ohnehin nicht zulassen, da die Sämlinge ebenfalls aus unkontrollierten Bestäubungen stammten. Die Spaltöffnungsmessungen (Tabelle 1) aus denen sich ein gesicherter Unterschied zwischen dem Sämling 5-1953 und den vier übrigen Pflanzen ergab, weisen selbst unter Berücksichtigung einer möglichen Fremdbestäubung wahrscheinlich auf das Vorliegen von 2 Polyploidiestufen hin. Ein Vergleich zwischen den Werten für *R.* hybr. „315" und den Sämling 1-1952 einerseits und den Werten für die Sämlinge des Jahres 1953 andererseits ist nicht erfolgt, da diese Pflanzen im Gewächshaus, jene im Freiland kultiviert worden waren.

Zusammenfassung.

In Übereinstimmung mit der morphologischen Analyse ergab die cytologische Untersuchung für einen als *R. pomifera* subsp. *pomifera* × *pendulina* gedeuteten, hier als *R.* hybr. „315" bezeichneten Rosenbastard die somatische Chromosomenzahl 2n = 35 und die meiotische Paarung zu 14 Bivalenten und 7 Univalenten.

Abgesehen von dem veränderten Mengenverhältnis zwischen Bi- und Univalenten lief die Meiosis in den Pollenmutterzellen nach dem Caninaeschema ab.

Die Univalenten wurden teils in der 1., teils in der 2. Anaphase eliminiert und meistens sehr schnell im Plasma gelöst. Bildung zusätzlicher Kerne aus ihnen trat nur selten auf, so daß die Meiosis in der

Regel mit der Entstehung von 4 Kernen abschloß. Diese enthielten fast ausschließlich 14 — in einem Fall 12 — Chromosomen.

In der anschließenden Cytokinese entstanden überwiegend regelmäßige Tetraden. Die Pollenfertilität lag mit 83% morphologisch guten Pollens außerordentlich hoch.

Die Tetraploidie der Bastarde *R.* hybr. „Schweizer Gruß" × „315" bewies in Ergänzung der direkten cytologischen Beobachtungen an der Mikrosporogenese, daß der funktionsfähige Pollen von *R.* hybr. „315" 14-chromosomig ist.

Bei freiem Abblühen entwickelten sich aus allen Blüten Hagebutten, die 5—12 in Wasser untersinkende Nüßchen enthielten.

Von vier der bei freiem Abblühen gebildeten Sämlinge waren einer pentaploid ($2n = 35$), zwei tetraploid ($2n = 28$) und einer triploid ($2n = 21$). Unter der Voraussetzung, daß auch die Makrosporogenese der *R.* hybr. „315" dem Caninaeschema folgt und wahrscheinlich zu 21-chromosomigen Eikernen führt, sind der pentaploide mit Selbstbefruchtung und die tetraploiden Sämlinge mit Fremdbefruchtung durch 7-chromosomige Pollenkörner zu erklären. Die Triploidie des 4. Sämlings macht die zu überprüfenden Annahmen einer inversen Verteilung aller Univalenten bei der Makrosporogenese oder einer Gonenkonkurrenz erforderlich.

Literatur.

Blackburn, K., and J. W. H. Harrison: The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of Bot. **35**, 159—188 (1921). — Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the Pimpinellifoliae-Villosae crosses. Brit. J. Exper. Biol. **1**, 557—570 (1924). — Blackhurst, H. T.: Cytogenetic studies on *Rosa rubiginosa* L. and its hybrids. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. **52**, 510—516 (1948). — Erlanson, E. W.: Experimental data for a revision of the North American wild roses. Bot. Gaz. **96**, 197—259 (1934). — Fagerlind, F.: Kompatibilität und Inkompatibilität in der Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani **13**, Nr 6 (1944). — Die Bastarde der Canina-Rosen, ihre Syndese- und Formbildungsverhältnisse. Acta Horti Bergiani **14**, Nr 2 (1945). — Compatibility, eu- and pseudo-incompatibility in the genus *Rosa*. Acta Horti Bergiani **15**, Nr 1 (1948). — Influence of pollen parent on the production of hips, achenes and seeds in Canina roses. Acta Horti Bergiani **16**, 121—168 (1951). — Focke, W. C.: Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881. — Gustafsson, Å.: The constitution of the *Rosa canina* complex. Hereditas (Lund) **30**, 405—428 (1944). — Gustafsson, Å., and A. Håkansson: Meiosis in some *Rosa*-hybrids. Bot. Not. (Lund) **1942**, 331—343. — Harrison, J. W. H., and K. Blackburn: The course of pollen formation in certain roses, with some deductions therefrom. Mem. Hort. Soc. New York **3**, 23—32 (1927). — Hurst, C. C.: Differential polyploidy in the genus *Rosa* L. Z. Abstammungslehre, Suppl. **2**, 866—906 (1928). — The genetics of the rose. Rose Ann. **1929**, 37—64. — Embryo-sac formation in diploid and polyploid species of Roseae. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, **109**, 126—148 (1931). — Mechelke, F.: Trisomie und eine dritte meiotische Teilung bei *Antirrhinum majus* L. Z. Abstammungs-

lehre **83**, 439—**441** (1951). — RATSEK, J. C., W. S. FLORY jr. and S. H. YARNELL: Crossing relations of some diploid and polyploid species of roses. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. **38**, 637—**654** (1941). — TÄCKHOLM, G.: On the cytology of the genus *Rosa*. Sv. bot. Tidskr. **14**, 300—311 (1920). — Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani **7**, Nr 3 (1922). — TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 's Gravenhage 1950. — WULFF, H. D.: Rosa Kordesii, eine neue amphidiploide Rose. Züchter **21**, 123 bis 132 (1951). — Zytologische Beobachtungen an Rosenbastarden (*R. canina* L. × *R. coriifolia* FRIES var. *Froebelii* REHD. und *R. coriifolia* FRIES var. *Froebelii* REHD. × *R. multiflora* THUNB.). Züchter **22**, 233—244 (1952). — WULFF, H. D., u. L. HELDT: Über die Genealogie und Mikrosporogenese der Lambertianarose „Hamburg". Züchter **23**, 87—93 (1953).

Prof. Dr. HEINZ DIEDRICH WULFF,
Kiel, Botanisches Institut, Düsternbrookerweg 17.

Planta, Bd. 43, S. 440—445 (1954).

Aus dem Biologischen Laboratorium der Österreichischen Stickstoffwerke A.G. Linz a. d. Donau.

ÜBER DIE WIRKUNG VON INDOL-3-ESSIGSÄURE AUF DAS LÄNGENWACHSTUM VON KEIMLINGEN VERSCHIEDENER *BRASSICA*-ARTEN.

Von

HANS LINSER.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Januar 1954.)

In einer früheren Arbeit (LINSER 1952) konnte gezeigt werden, daß sich intakte Keimlinge von Gurken, Sonnenblumen, Gartenkresse und Erbsen, aber auch Raps bei Behandlung mit Indol-3-essigsäure so verhielten, als sei ihre Zellstreckungskapazität fast zur Gänze durch den in ihnen natürlicherweise vorhandenen pflanzeneigenen Wuchsstoff ausgenützt, ihr Wuchsstoffbedarf also fast völlig befriedigt, so daß von außen zugeführter Wuchsstoff fast keine Förderungen, sondern — besonders in höheren Konzentrationen — nur noch Hemmungen des Förderungswachstums der Hypo- bzw. Epikotyle bewirken kann. Im Gegensatz dazu zeigten dekapitierte Pflanzen gleicher Art und gleichen Alters (aus der gleichen Anzucht) bei Behandlung mit Wuchsstoffpasten (Indol-3-essigsäure 10^{0}—10^{-5}%) nur fördernde Wirkung auf das Zellstreckungswachstum. Die dekapitierten Hypo- bzw. Epikotyle verhielten sich also so, als wären die Organe durch die Dekapitation ihrer Wuchsstofflieferanten beraubt und an Wuchsstoff fast völlig verarmt worden. Darf man annehmen, daß durch die Dekapitation (Entfernung von Hauptsproß und Kotyledonen) nur eine Verarmung an Wuchsstoff, aber keine Veränderung in der Reaktionsbereitschaft des Plasmas bzw. der Zellen eingetreten ist, so kann die mit Indol-3-essigsäure erhaltene Konzentrations-Wirkungskurve als Maß für die in der Pflanze selbst vorliegende Wuchsstoffmenge benützt werden (vgl. LINSER 1952, S. 36). Wäre nun die verallgemeinerte Annahme gestattet, daß die Reaktionsbereitschaft bzw. die Empfindlichkeit gegenüber Wuchsstoff bei verschiedenen Pflanzenarten gleich sei, so könnte aus den bei verschiedenen Pflanzen gewonnenen Konzentrations-Wirkungskurven auf die normalen Wuchsstoffgehalte dieser Pflanzen zurückgerechnet werden. Dann müßten bei jenen Pflanzenarten, bei welchen außerordentlich hohe Wuchsstoffe in den Extrakten nachgewiesen werden können (verschiedene *Brassica*-Arten, erstmals festgestellt von LINSER 1939), und falls diese Wuchsstoffmengen auch in vivo in aktiver Form in der

Pflanze vorliegen (und nicht etwa erst im Verlauf der Extraktion aus inaktiven Formen entstehen oder abgespalten werden), ausschließlich Hemmungen durch von außen her zugeführte Indol-3-essigsäure erzielt werden. Es war daher von Interesse zu prüfen, ob die Keimpflänzchen der wuchsstoffreichen *Brassica*-Arten ein von den Keimpflänzchen wuchsstoffarmer anderer Pflanzenarten abweichendes Verhalten zeigen und ob daraus eventuelle Rückschlüsse auf die in den Pflanzen in vivo vorliegenden Wuchsstoffmengen gezogen werden können.

Zu diesem Zwecke wurden Samen von Weißkraut, Wirsing, Kohlrabi und Sprossenkohl in Petri-Schalen auf die Oberfläche von destilliertem Wasser schwimmend aufgelegt und bei Tageslicht und etwa 26° C 48 Std belassen. Dann wurden die Keimlinge in gleicher Weise, wie dies für die Pastenmethode (Linser 1938) üblich ist, auf mit Filtrierpapier überkleidete Glasplatten aufgesteckt und im Dunkeln bei $23 \pm 0{,}5°$ C (unter Dunkelstürzen) bis zum Versuchsbeginn 3 Tage lang belassen. Die Behandlung der 20—26 mm langen Keimlinge (größere und kleinere Exemplare wurden ausgeschieden) erfolgte durch einseitiges Auftragen eines Streifens von Lanolinpaste (mit bzw. ohne Zusatz von verschiedenen Konzentrationen Indol-3-essigsäure) von genau 10 mm Länge und zwar so, daß das obere Ende des Pastenstreifens 2 mm unterhalb der Kotyledonen lag. Die Versuchsdauer (Dunkelheit $23 \pm 0{,}5°$ C) betrug 24 Std. Nach dieser Zeit wurde nach der bei der Pastenmethode üblichen Weise eine Kontaktkopie (Schattenbild) hergestellt und die Längenmessung vorgenommen. Bei jenen Versuchen, bei welchen dekapitierte Pflanzen verwendet wurden, wurden die Kotyledonen 2 mm unterhalb ihrer Ansatzstelle am Hypokotyl abgeschnitten. Diese Maßnahme erfolgte unmittelbar vor dem Auftragen der Pasten.

Zur Auswertung wurde der Längenzuwachs der mit Leerpaste behandelten (jeweils etwa 30) Kontrollpflänzchen während der Versuchsdauer in Millimetern bestimmt und der bei den Versuchspflänzchen gegenüber diesen erzielte Mehrzuwachs in Prozenten dieses Zuwachses der Kontrollpflanzen ausgedrückt. Bei den dekapitierten Pflanzen war der Zuwachs der Kontrollpflanzen so gering (0,1—1,0 mm), daß er als Bezugsgröße ungeeignet schien. Deshalb wurden in diesen Fällen die Ergebnisse in Prozenten des Zuwachses der normalen, nicht dekapitierten Kontrollpflänzchen ausgedrückt.

Die erhaltenen Ergebnisse sind aus Abb. 1 zu entnehmen. Sie zeigen, daß sich die neu untersuchten *Brassica*-Arten (Wirsing, Weißkraut, Sprossenkohl, Kohlrabi) im intakten Zustande nur unwesentlich (im Konzentrationsbereich $10^{-5} — 10^{-4}$%) fördern, von allen höheren Indol-3-essigsäurekonzentrationen der Pasten jedoch in ihrem Streckungswachstum nur hemmen lassen. Nach Entfernung der Kotyledonen und des Hauptsprosses aber zeigen die höheren Konzentrationen

ausschließlich fördernde Wirkungen. Ein Vergleich der bei *Brassica*-Arten erhaltenen Konzentrations-Wirkungskurven der dekapitierten Keimlinge mit jenen andersartiger wuchsstoffarmer Pflanzen (besonders Erbse, Kresse und Sonnenblume) zeigt, daß bei den letzteren keine so großen Förderungswerte erzielt werden wie bei den *Brassica*-Arten (Abb. 2). Nur die Gurken ergaben den bei Weißkraut erhaltenen ähnliche Werte. Auf Grund der hohen Sättigung der *Brassica*-Pflanzen mit wuchsstoffwirksamen Stoffen wäre man versucht gewesen, eher das Gegenteil zu erwarten. Die starken Schwankungen von Art zu Art und die relativ kleine Zahl der untersuchten Pflanzen lassen diesen Unterschied zwischen *Brassica*-Arten und anderen Pflanzen jedoch nicht als gesichert gelten. Die *Brassica*-Arten zeigen somit trotz ihrer hohen Wuchsstoffgehalte keinen wesentlichen Unterschied in ihrem Verhalten zu verschiedenen Indol-3-essigsäurekonzentrationen gegenüber den früher untersuchten, wuchsstoffarme Extrakte liefernden Pflanzen. Für den Praktiker ergibt sich somit kein wesentlicher Unterschied in der „Empfindlichkeit" der *Brassica*-Arten gegenüber Indol-3-essigsäure einerseits und wuchsstoffarme Extrakte liefernden Pflanzen andererseits. Dieses Verhalten kann von verschiedenen Ursachen her bestimmt sein. Seine Deutung setzt vor allem eine genauere Kenntnis der möglichen Abwandlungen der Konzentrations-Wirkungskurven voraus, welche durch eine allgemeine mathematische Analyse dieser Bezie-

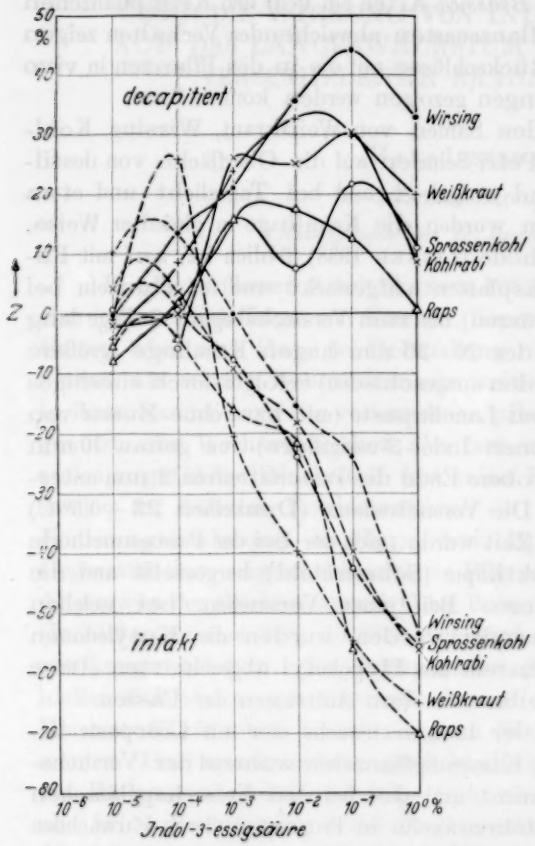


Abb. 1. Das Längenwachstum von *Brassica*-Keimlingen unter dem Einfluß verschiedener Konzentrationen von Indol-3-essigsäure in Lanolinpasten. Die gestrichelten Kurven beziehen sich auf intakte, die ausgezogenen auf dekapitierte Pflanzen.

hung erreicht werden soll[1]. Es mag deshalb hier als Ergebnis nur festgestellt sein, daß sich die an Wuchsstoff- bzw. an Indolkörpern verschiedener Art[2] reichen *Brassica*-Arten verschiedenen Konzentrationen von Indol-3-essigsäure gegenüber zwar ganz analog verhalten wie die wuchsstoffarmen andersartigen Pflanzen, daß sie jedoch im Hinblick auf die Lage der Wirkungsoptima einen Unterschied insoferne aufweisen, als diese bei den *Brassica*-Arten bei um weniges höheren Konzentrationen liegen, als bei den übrigen Arten. Dieser Unterschied ist jedoch um 2—3 Größenordnungen kleiner als der Unterschied im Gehalt beider Pflanzengruppen an extrahierbaren Wuchsstoffen.

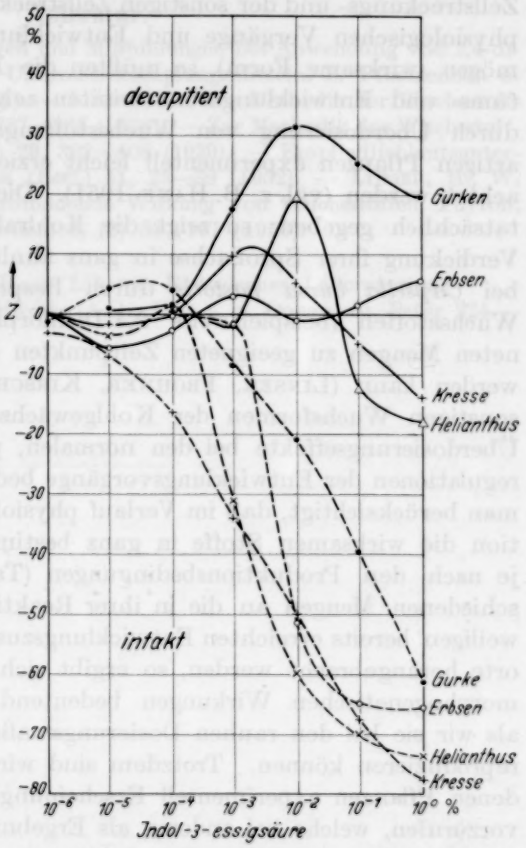


Abb. 2. Das Längenwachstum von Keimlingen verschiedener anderer (wuchsstoffarmer) Pflanzen unter dem Einfluß von Indol-3-essigsäure in Lanolinpasten. Die gestrichelten Kurven beziehen sich auf intakte, die ausgezogenen auf dekapitierte Pflanzen.

Bei einer Diskussion der erhaltenen Ergebnisse ist zu berücksichtigen, daß die im Extrakt von *Brassica*-Arten nachweisbaren hohen Wuchsstoffmengen in vivo in unwirksamer Form vorliegen könnten und möglicherweise erst bei der Extraktion in eine wirksame Form überführt werden. Es wäre denkbar, daß die in *Brassica*-Arten vorliegenden, relativ großen Mengen an Indolkörpern mit dem eigentlichen Wuchsstoffhaushalt der Pflanzen nichts zu tun haben, sondern neben diesen auf andersartigen Stoffwechselbahnen — sozusagen als nebengleisige „Inhaltsstoffe" — gebildet und eventuell auch gespeichert werden. Die *Brassica*-

[1] Eine diesbezügliche Arbeit von K. Kaindl ist in Vorbereitung.

[2] Über unsere Versuche zum Nachweis dieser verschiedenen Indolkörper mittels papierchromatographischer Methode wird gesondert berichtet werden.

Arten würden sich dann in ihrem Wuchsstoffsystem in vivo nicht von anderen, wuchsstoffarmen Pflanzen unterscheiden.

Würden ihre Indolkörper aber in einer Form in der Pflanze entstehen bzw. verteilt, in welcher sie als Wirkstoffe in den Mechanismus zu Zellstreckungs- und der sonstigen Zellstreckungswuchsstoffe gesteuerten physiologischen Vorgänge und Entwicklungsabläufe einzugreifen vermögen (wirksame Form), so müßten die *Brassica*-Arten wohl Wachstums- und Entwicklungsabnormitäten zeigen ähnlich solchen, welche durch Überdosierung von Wuchsstoffzugaben zu beliebigen andersartigen Pflanzen experimentell leicht erzielt und immer wieder beobachtet werden (vgl. z. B. HANF 1951). Dies ist nun in einigen Fällen tatsächlich gegeben: so zeigt die Kohlrabipflanze eine knollenartige Verdickung ihrer Sproßachse in ganz ähnlicher Weise, wie eine solche bei *Capsella bursa pastoris* durch Besprühung mit zellstreckenden Wuchsstoffen (beispielsweise 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure) in geeigneten Mengen zu geeigneten Zeitpunkten experimentell hervorgerufen werden kann (LINSER, FROHNER, KIRSCHNER 1953); aber auch die sonstigen Wuchsformen der Kohlgewächse können durch besondere Überdosierungseffekte bei den normalen, physiologischen Wuchsstoffregulationen der Entwicklungsvorgänge bedingt gedacht werden. Wenn man berücksichtigt, daß im Verlauf physiologischer Wuchsstoffproduktion die wirksamen Stoffe in ganz bestimmter, gerichteter Weise, in je nach den Produktionsbedingungen (Tag-Nacht-Unterschiede) verschiedenen Mengen an die in ihrer Reaktionsbereitschaft von dem jeweiligen bereits erreichten Entwicklungszustand bestimmten Wirkungsorte herangebracht werden, so ergibt sich, daß die dadurch erzielten morphogenetischen Wirkungen bedeutend kunstvollere sein müssen, als wir sie bei den rauhen Dosierungsmaßnahmen eines Experimentes reproduzieren können. Trotzdem sind wir in der Lage, bei verschiedenen Pflanzen experimentell Erscheinungen als „Mißbildungen" hervorzurufen, welche bei anderen als Ergebnisse normaler Entwicklungsvorgänge der natürlichen Formbildung zugehören.

Diese Überlegungen machen es einigermaßen wahrscheinlich, daß die in den *Brassica*-Arten vorliegenden Mengen an Indolkörpern doch auch in den Wuchsstoffhaushalt einbezogen werden und auch in vivo hormonale Regulationen ausüben.

Zusammenfassung.

Keimlinge von *Brassica*-Arten, welche überaus wuchsstoffreiche Extrakte liefern, verhalten sich gegenüber von außen her (durch Pasten) zugefügten verschiedenen Konzentrationen von Indol-3-essigsäure ganz analog wie Keimlinge wuchsstoffarmer, andersartiger Pflanzen. Wäh-

rend Indol-3-essigsäure bei intakten Keimlingen fast ausschließlich Hemmungen des Längenwachstums bewirkte, zeigen dekapitierte (an pflanzeneigenem Wuchsstoff weitgehend verarmte) Pflanzen ausschließlich Förderungen.

Literatur.

HANF, M.: Wuchsschädigungen und Mißbildungen bei Anwendung von 2,4-dichlorphenoxyessigsäure-haltigen Unkrautbekämpfungsmitteln. Z. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz **2**, 145—162 (1951). — LINSER, H.: Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. Planta (Berl.) **28**, 227—265 (1938). — Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. II. Planta (Berl.) **29**, 392—408 (1939). — Empfindlichkeitsunterschiede für Wuchsstoffe. Planta (Berl.) **41**, 25—39 (1952). — LINSER, H., W. FROHNER u. R. KIRSCHNER: Formbildende Wirkung von Wuchsstoffen. Phyton, Int. J. of. Exper. Bot. (Argentinien) **3**, (2) 53—107 (1953).

Priv.-Doz. Dr. HANS LINSER, Biologisches Laboratorium der Österr. Stickstoffwerke A.G., Linz a. d. Donau, St. Peter 224.

Planta, Bd. 43, S. 446—460 (1954).

Aus dem Institut für Biochemie und Mikrobiologie der Technischen Hochschule Wien.

PHOTOSYNTHESE VON CHARA-BESTÄNDEN BEI GERINGEM KOHLENSÄURE- UND BICARBONATGEHALT DES WASSERS.

Von

KARL WILHELM KUCHAR.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. Januar 1954.)

Einleitung.

Das Problem der Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen hat naturgemäß in erster Linie die Frage nach der Verwertbarkeit der halbgebundenen Kohlensäure, vor allem des Calciumbicarbonats, auf den Plan gerufen. Namentlich die Untersuchungen von RUTTNER (1921, 1948, 1949), SCHUTOW (1926), ARENS (1930, 1936), ARNOLD (1931), STEEMANN NIELSEN (1944, 1947) wenden sich diesem Problem zu. Aber schon viel früher (die Literatur ist ausführlich bei RUTTNER und ARENS behandelt) war dieser Fragenkomplex bereits Gegenstand eingehender Erörterungen (NATHANSOHN 1910, ANGELSTEIN 1911). Es hat sich erwiesen, daß Bicarbonate von submersen Phanerogamen und vielen Algen unmittelbar photosynthetisch genutzt werden können. Anders hingegen ist es bei Moosen: sie sind auf freie Kohlensäure angewiesen; mit dieser Feststellung gewinnt die zunächst physiologische Frage ökologisches Interesse; doch darf nicht übersehen werden, daß im Süßwasser letztlich die Kohlensäure in den allermeisten Fällen für den Pflanzen*bestand* ausschlaggebend ist, weil die Löslichkeit des Ca-Bicarbonats vom Kohlensäuregehalt abhängig ist.

Bekanntlich kann die Kalkarmut natürlicher Wässer entweder primärer Natur sein, oder, und nur von solchen soll weiterhin die Rede sein, sie kann sekundär als Folge von Ausfällungsprozessen, ausgelöst durch Kohlensäureentzug, in Erscheinung treten. Diese Art natürlicher Wässer ist also sowohl CO_2- als auch bicarbonatarm und es erhebt sich die grundsätzliche Frage, wie die Assimilation unter solchen Umständen überhaupt stattfinden kann. Ich habe beobachten können, daß selbst in Wässern mit nur einigen wenigen Milligramm freier Kohlensäure im Liter und einer Alkalinität, die kaum 1 erreichte, üppiges submerses Pflanzenwachstum nicht nur möglich ist, sondern, daß dieser Fall gar nicht selten vorkommt.

Um diese Frage zu klären, und um auch zugleich die Assimilation submerser Pflanzenbestände unter natürlichen Bedingungen zu studieren,

wurden 2 *Chara*-Standorte in der Umgebung des Attersees in Oberösterreich gewählt. Ich wählte sie auch deshalb, weil darüber, ob Characeen Bicarbonate zu assimilieren vermögen, bisher nichts vorgelegen hat (vgl. auch STROEDE 1931, 1933).

Beide Gewässer gleichen einander weitgehend, doch unterscheiden sie sich grundsätzlich darin, daß das eine arm an Kohlensäure und Bicarbonaten ist, im anderen hingegen tagsüber der Gehalt an diesen Stoffen ziemlich hoch ist. Im folgenden bezeichne ich sie als Cha 1 und Cha 2. Vergleichend wurde noch ein *Potamogeton*-Gewässer, weiterhin als Pot bezeichnet, herangezogen. Geringe Bakterienzahlen und geringe Planktonproduktion sind kennzeichnend für alle 3 Gewässer, was für die vorliegenden Untersuchungen insofern von Bedeutung ist, als dadurch größere Komplikationen und Verschleierungen von dieser Seite her ausgeschaltet werden. Da der Wasserstand beider *Chara*-Standorte gleich ist, ist mit gleichem Lichtgenuß der dichten Chararasen zu rechnen.

Es wurden Tageskurven der freien Kohlensäure (nach WINKLER) aufgenommen und da der Assimilationsquotient O_2/CO_2 gleich 1 ist und also der Sauerstoff ebenfalls als Maß der Assimilation dienen kann, auch Tageskurven des Sauerstoffgehaltes (nach WINKLER). Ferner wurde der Bicarbonatgehalt (Alkalinitätsbestimmung nach LUNGE) in Tagesmessungen verfolgt, das p_H und die Temperatur. Die Messungen, vor allem der freien Kohlensäure, wurden in 2—3 Parallelserien vorgenommen und das Mittel gewonnen. Zur Alkalinitätsbestimmung wurden 200 cm^3 Wasser verwendet, das p_H mit der Chinhydronelektrode gemessen. Die Angaben über Lufttemperaturen gelten für Schichten knapp oberhalb des Wasserspiegels. Die Messungen wurden vor allem September 1948 und 1950 bei windstillem Wetter, an sonnigen wolkenlosen Tagen durchgeführt, während der rund 10stündigen Sonnenscheindauer und etwas darüber, etwa von 6 Uhr früh bis 18—19 Uhr. Von mehreren Tagesaufnahmen habe ich schließlich die typischen Kurven herausgegriffen.

Die Standorte.

Das Chara fragilis-Gewässer (Cha 1). Inmitten einer sanften Mulde, umgeben von leicht sauren Wiesen, liegt gänzlich unbeschattet der Standort, etwa 10—15 m südlich davon entfernt ein Erlen-Eichenwald. Der Boden ist von *Chara fragilis (formae barbatae)* dicht bewachsen, ferner kommen *Potamogeton natans* und eine dem *P. alpinus* nahe stehende Form vor. Um das Ufer herum bilden *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum limosum* und *Sparganium* einen lichten Vegetationsgürtel.

Der seichte Standort (Wasserstand 15 cm), hat eine Fläche von 136 m^2, der Quotient F/T beträgt 9,1. Geringe Keimzahl, niedrige Alkalinität, hoher Sauer-

stoffgehalt, etwas erhöhter Eisengehalt sind weitere Kennzeichen. Die chemische Analyse vom 21. 9. 48:

Ammoniak	an der Oberfläche	0,06 mg/l NH_4	in Bodennähe	0,2 mg/l NH_4	
Nitrit	„ „ „	nicht nachweisbar	„ „		nicht
Nitrat	„ „ „	0,5 mg/l NO_3	„ „		nach-
Phosphat	„ „ „	nicht	„ „		weis-
Schwefel-		nach-			bar
wasserstoff	„ „ „	weisbar	„ „		
Ferri-					
verbindungen	„ „ „	0,3 mg/l Fe^{III}	„ „		0,3 mg/l Fe^{III}
Gesamteisen	„ „ „	0,3 mg/l Fe	„ „		0,9 mg/l Fe

Das quantitativ schwache Plankton enthält von Crustaceen vor allem Cyclopiden *(Cyclops serrulatus, fuscus)*, ansonsten kommen Ostracoden, *Chydorus sphaericus* vor, zahlreiche Ephemeridenlarven; Odonaten, Molche.

Das Chara contraria-Gewässer (Cha 2). Der abflußlose Standort ist ein rechteckiger, von Ringelnattern, Ruderwanzen, Wasserläufern und zahlreichen Rückenschwimmern bewohnter Wiesenausstich, 26,6 m lang und 4,1 m breit, mit üppigem Pflanzenbewuchs und wird von einem benachbarten Quelltümpel gespeist. Ausgedehnte submerse Rasen von *Chara contraria (formae macrostephanae)* bedecken den Boden zur Gänze. Die Böschung — der Tümpel ist 90 cm tief, der Wasserstand aber beträgt meistens nur 15 cm — ist, vor allem in den unteren Partien, dicht von *Mentha aquatica* besiedelt, die auch vereinzelt in die bespannte Uferzone hinabreicht, aber die Standortsmitte meidet. Die Wasserfläche ist stellenweise von *Lemna minor* bedeckt.

Die chemische Analyse vom 10. 8. 50:

Gesamthärte	19,04° d H
Schwefelwasserstoff	nicht nachweisbar
Ammoniak	0,02 mg/l NH_4
Nitrit	nicht nachweisbar
Nitrat	0,2 mg/l NO_3'
Phosphat	0,04 mg/l PO_4'''
Gesamteisen	0,17 mg/l Fe

Im Plankton sind Diatomeen die Hauptkomponente, dazu kommen *Cyclops viridis, fuscus, serrulatus, Chydorus sphaericus*, Ostracoden. Ephemeriden- und Chironomidlarven zahlreich.

Das Potamogeton-natans-Gewässer (Pot). Im Gegensatz zu den vorigen Standorten, in welchen außer den dichten Chararasen auch *Potamogeton, Sparganium, Menyanthes* und *Equisetum* vorkommen, ist dieser nur von *Potamogeton natans* und *Oedogonium*-Watten besiedelt. Andere assimilierende Pflanzen haben in diesem Zusammenhang nur untergeordnete Bedeutung. Der durch Ufergebüsch teilweise beschattete, sauerstoffreiche Tümpel hat ziemlich hohe Carbonathärte, der Flächeninhalt beträgt 85 m², der Wasserstand 40 cm, der Quodient F/T 2,1.

Die chemische Analyse vom 22. 9. 1948:

Ammoniak	in den Oberflächenschichten	0,04 mg/l	in Bodennähe	0,04 mg/l	
Nitrit	„ „ „	nicht	„ „		nicht
Nitrat	„ „ „	nach-	„ „		nach-
Phosphat	„ „ „	weis-	„ „		weis-
Schwefelwasserstoff	„ „ „	bar	„ „		bar
Gesamteisen	„ „ „	1,48 mg/l	„ „		1,72 mg/l

Die Tagesaufnahmen.

Temperatur. Von Arbeiten, die sich mit Temperaturmessungen natürlicher Kleingewässer befassen, seien Pesta (1933), Gieysztor (1934), v. Brandt (1936), Behrens (1937), Pichler (1937, 1938) genannt. Über Temperaturabhängigkeit der Photosynthese bei Süßwasseralgen vgl. Bukatsch (1935).

In den hier untersuchten Gewässern war in der 2. Hälfte September 1948 und 1950 meist folgendes festzustellen: in der Frühe (Abb. 1) herrscht verkehrte Schichtung, die unterste Wasserschicht ist die wärmste; die Luft — die immer noch kälter als das Wasser ist — wird rasch wärmer, die Oberflächenschicht des Wassers folgt langsamer, die der unteren Schichten noch langsamer; dann folgt in allen Wasserschichten Temperaturausgleich und zu diesem Zeitpunkt erreicht auch öfters die Temperatur der Luft die des Wassers. Von jetzt an ist die Luft wärmer als das Wasser, die oberen Wasserschichten wärmer als die unteren. Am frühen Nachmittag erreicht die Luft das Temperaturmaximum und fast gleichzeitig mit ihr auch das Wasser in allen Schichten; allerdings konnte ich zuweilen beobachten, daß die Wassertemperatur bereits fällt, *bevor* die wassernahe Luftschicht ihr Maximum erreicht hat. Abends herrscht sodann wieder Homothermie, alsbald darauf sinkt die Temperatur der Luft auf die Wassertemperatur, die Luft wird schließlich kälter als das Wasser, in welchem nun wieder verkehrte Schichtung sich eingestellt hat

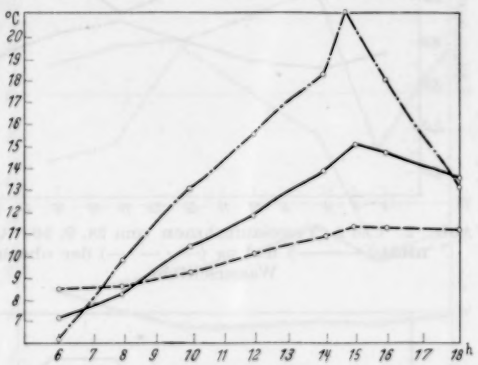


Abb. 1. *Cha 1.* Temperaturtagesgang vom 29. 9. 48. Luft (— · — · —), obere Wasserschicht (————), bodennahe Wasserschicht (— — —).

Die Temperaturschwankungen des Wassers während der Sonnenscheindauer sind also nahe der Oberfläche weit größer als am Boden; hier werden die Schwankungen viel gedämpfter mitgemacht. Die entsprechenden Luftschwankungen sind natürlich viel größer.

Die Temperaturkurve läßt 3 deutliche Phasen unterscheiden. Der 1. Phase, der Umschichtung, folgt die 2. Phase, die direkte Schichtung, bis zum Maximum. Am Ende der 1. Phase, etwa gegen 10—11 Uhr erreicht das Wasser meist die mittlere Tagestemperatur. In der 2. Phase verläuft die Temperaturkurve des Wassers, vor allem die der oberen Schichten annähernd parallel zur Kurve der Luft. In der 3. Phase wird die Luft rasch kühler, das Absinken der Wassertemperatur erfolgt weit langsamer. Gegen 17—19 Uhr hat die Wassertemperatur wieder mittlere Tageswerte. Die Temperaturdifferenz im Maximum zwischen Luft und oberer Wasserschicht war in unseren Fällen meist größer (sie beträgt rund 3—6° C) als zwischen letzterer und der bodennahen Schicht (um diese Jahreszeit rund 4° C).

Die Wasserstoffionenkonzentration. Längst hatte man erkannt, daß die Photosynthese zur Alkalisierung des umgebenden Wassers und daher zur Erhöhung des p_H führt (Hassack 1887, Molisch 1910, Ruttner 1921, Schutow 1926). Zugleich aber erfährt die Assimilation durch hohe OH-Ionenkonzentration eine starke Hemmung (Gessner

1937), die durch entsprechende Durchmischung des Versuchswassers beseitigt werden kann. Fragen dieser Art wurden vor allem an Hand von Beobachtungen mit relativ kleinen Versuchsgefäßen behandelt und können also nicht unmittelbar auf Verhältnisse übertragen werden, wie sie in freien Wasserbecken mit entsprechend großem Wasservolumen herrschen. Über p_H-Schwankungen in natürlichen Wässern liegt einiges vor (BRESSLAU 1926, SCHÄPERCLAUS 1926, GESSNER 1932).

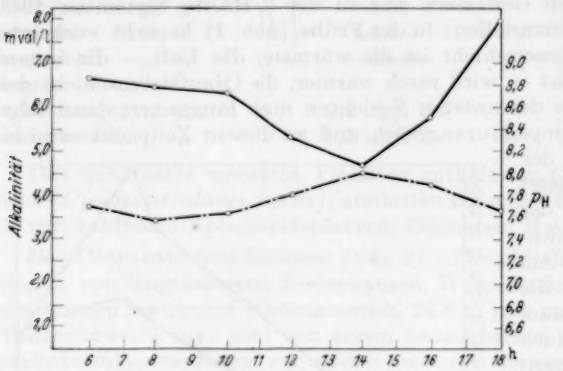


Abb. 2. *Cha 2.* Tagesaufnahmen vom 28. 9. 50. Alkalinität (———) und p_H (— · — · —) der oberen Wasserschicht.

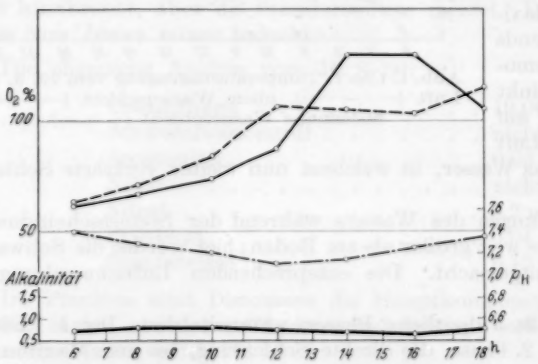


Abb. 3. *Cha 1.* Tagesaufnahmen vom 22. 9. 50. Sauerstoffgehalt der oberen (———) und der bodennahen (— — —) Schicht in Sättigungsprozent; p_H der oberen Schicht (— · —); Alkalinität der oberen Schicht (———).

In unserem Falle schwankt das p_H in engen Grenzen, sowohl im Cha 2 (Abb. 2) mit hoher Alkalinität als auch im Cha 1 (Abb. 3) mit der Alkalinität um 1. Die Differenz zwischen erreichtem Maximum und Minimum beträgt im zuerst genannten Gewässer etwa 0,4 p_H, im anderen 0,2 p_H.

Der Verlauf der p_H-Kurve im Cha 2 mit hoher Alkalinität ist meist folgender: In der Frühe nimmt das p_H etwas ab, erreicht am frühen Vormittag das Minimum, steigt sodann und erreicht am Nachmittag das Maximum, um dann wieder meist etwas abzunehmen. Im Cha 1 mit geringer Alkalinität und niedrigem CO_2-Gehalt hingegen sinkt bis zum Mittag der p_H-Wert, erreicht das Minimum und steigt sodann, um am späten Nachmittag den Frühwert zu erreichen. Nach dem Verlauf der p_H-Kurven haben wir es also mit 2 Gewässertypen zu tun, dem bicarbonat- und CO_2-reichen, dessen p_H-Kurve am Vormittag ein Minimum und am frühen Nachmittag ein Maximum zeigt und dem bicarbonatarmen und zugleich CO_2-armen Gewässertypus mit dem p_H-Minimum um die Mittagszeit.

Alkalinität. Mit dem Auftreten von Hydroxylionen während der Assimilation hängt ursächlich die Aufnahme von Bicarbonaten zusammen. Um festzustellen, wieweit die Bicarbonate auch für *Chara*-Bestände als Kohlensäurequelle in Betracht kommen, wurden Alkalinitätskurven aufgenommen.

Von den 3 untersuchten Standorten hat Cha 1 (Abb. 3) sehr geringe Alkalinität, um 1, die anderen hingegen ziemlich bedeutende: Pot (Abb. 4) im Durchschnitt etwa 3—4, die unteren Wasserschichten bis 5. Cha 2 (Abb. 2) um 6. Die in allen Wasserschichten gleich geringe Alkalinität im Cha 1 zeigt kaum Tagesschwankungen. Von den Standorten mit hoher Alkalinität zeigt Cha 2 mit ausgedehnten submersen *Chara*-Rasen, also mit intensiven Assimilationsprozessen erhebliche Alkalinitätsschwankungen. Die Alkalinität sinkt mit beginnender Assimilation zuerst langsam, dann aber, am späteren Vormittag — zu dieser Zeit hat sie mittlere Tageswerte — nimmt sie rasch ab, erreicht am frühen Nachmittag ungefähr zugleich mit dem Temperaturmaximum das Minimum, nimmt sodann mittlere Tageswerte an und steigt weiterhin ziemlich rasch. Die Differenz zwischen dem Tagesmaximum und -minimum beträgt gewöhnlich 3 mval/l. Im Pot, fast nur von *Potamogeton natans* mit Schwimmblättern besiedelt, sind die Alkalinitätsschwankungen der Oberflächenschichten, wenngleich sie noch sehr deutlich in Erscheinung treten, doch geringer. Hier ist der Verlauf ein anderer: in der Früh und am frühen Vormittag sinkt die Alkalinität, bleibt dann auf gleicher Höhe und steigt am späten Nachmittag langsam an. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt meist rund 1 mval/l. Die Alkalinität der unteren Wasserschichten ist in diesem Gewässer tagsüber höher und die Schwankungen stärker als an der Oberfläche. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt rund 1,5 mval/l. Im Cha 2 mit hoher Alkalinität verläuft die

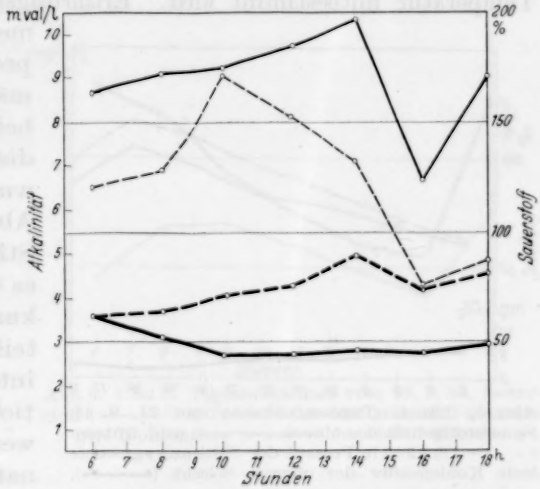


Abb. 4. *Pot.* Tagesaufnahmen vom 25. 9. 50. Sauerstoffgehalt der oberen (———) und unteren (— — —) Schicht in Prozent der Sättigung; Alkalinität der oberen (———) und unteren (— — —) Schichten.

p_H-Kurve anders als im Cha 1 mit geringer Alkalinität. In jenem gerät das p_H am Vormittag ins Minimum und erreicht am frühen Nachmittag das Maximum, in diesem hingegen stellt sich das p_H-Minimum um die Mittagszeit ein. Ferner ist der CO_2-Gehalt im Cha 2 beträchtlich und großen Schwankungen unterworfen, im Cha 1 gleichmäßig gering.

Sauerstoff. In Abhängigkeit von den Assimilationsprozessen einerseits, den Dissimilationsprozessen andererseits zeigt der Sauerstoffgehalt periodische Schwankungen, deren Ausmaß zudem von der Temperatur mitbestimmt wird. Erfahrungsgemäß aber kann — da meistens die Assimilationsprozesse größenordnungsmäßig die Atmungsprozesse bei weitem übersteigen und die Standorte so gewählt wurden, daß mit bakteriellen Abbauprozessen größeren Stils nicht zu rechnen ist — es kann also die Sauerstoffkurve wohl für die Beurteilung der Assimilationsintensität und des Assimilationsverlaufs herangezogen werden, doch sind die an natürlichen Wässern gewonnenen Sauerstoffkurven als Maß der Photosynthese mit größter Vorsicht zu werten, denn es spielen Faktoren mit, die im Versuchsgefäß bedeutungslos oder nahezu bedeutungslos sind.

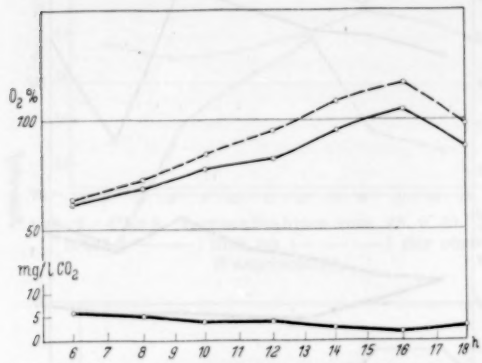


Abb. 5. *Cha 1.* Tagesaufnahmen vom 27. 9. 48. Sauerstoffgehalt der oberen (———) und unteren (— — —) Schicht in Prozent der Sättigung; gesamte freie Kohlensäure der oberen Schicht (———).

Ob aber ein Kleingewässer an Sauerstoff reich oder arm ist, hängt nach den bisherigen Erfahrungen — dasselbe gilt für die untersuchten Fälle im Hochgebirge — vor allem von den Dimensionen (F/T) des Gewässers und von der Bakterienzahl ab. Niedrige Bakterienzahlen wurden vor allem in Gewässern niedriger Alkalinität gefunden (KUCHAR 1950, 1953, PESTA und KUCHAR 1950).

Im Cha 2 (Abb. 6) bewegt sich der Sauerstoffgehalt zwischen 20 und 60% der Sättigung, im Cha 1 (Abb. 5) zwischen 60 und 140% und im Pot (Abb. 4) zwischen 100 und 200%.

Bezüglich der Änderungen des Sauerstoffgehaltes während der Insolation lassen die beiden *Chara*-Standorte große Unterschiede erkennen. Zunächst Cha 1 mit gleichbleibender, niedriger Alkalinität (Abb. 5). Der Sauerstoffgehalt nimmt allmählich zu, erreicht am Nachmittag mit der Wassertemperatur oder etwas später das Maximum und klingt dann mit der Temperatur allmählich ab. Meist sind die unteren Schichten O_2-reicher, zuweilen aber steigt am Nachmittag der Sauerstoff-

gehalt der oberen Schichten stärker an, so daß bis zum Abklingen des Sauerstoffgehaltes direkte Schichtung herrscht. Ganz anders verläuft die Sauerstoffkurve im Cha 2 (Abb. 6) mit hoher und zugleich starken Schwankungen unterworfener Alkalinität. Hier ist das Maximum bereits am Vormittag, spätestens mittags erreicht, dann folgt, also bevor die Temperatur das Maximum erreicht hat, ein starkes Absinken bis zum Minimum am Nachmittag, mit anschließendem ziemlich steilem Anstieg. Ähnlich verläuft die Sauerstoffkurve in den unteren Schichten von Pot (Abb. 4), dessen hohe Alkalinität ebenfalls stärkere Schwankungen aufzuweisen hat. Etwas abweichend sind meist die Verhältnisse in den oberen Schichten dieses Gewässers: Das Minimum, dem ein neuerlicher Anstieg folgt, fällt ebenfalls in die Nachmittagsstunden, doch verläuft die Sauerstoffzunahme am Vormittag weit langsamer und weniger steil als in Bodennähe und das Maximum wird meist am frühen Nachmittag erreicht. Dann allerdings sinkt der Sauerstoffgehalt rapid zum Minimum. Beiden Gewässern, Pot und Cha 2, ist also gemeinsam, daß der Sauerstoffgehalt am Nachmittag ins Minimum gerät und anschließend wieder beträchtlich ansteigt. Die Frage, *wie* die Sauerstoffkurve verläuft, scheint also mit der Frage zusammenzuhängen, ob der Bicarbonatgehalt während des Tages annähernd gleichbleibt oder größeren Schwankungen unterworfen ist. Hingegen scheint die Assimilation und der Verkrautungsgrad keinen unmittelbaren Einfluß auf den *Typus* der Kurve auszuüben. Cha 1 und Cha 2 von durchaus ähnlichem benthalem Bewuchs haben höchst unterschiedliche Sauerstoffkurven. Andererseits ist der Kurvenverlauf von Cha 2 und Pot ein ähnlicher, obwohl der erstere üppigen submersen *Chara*-Bewuchs, der andere lichte Bestände von *Potamogeton natans* aufzuweisen hat.

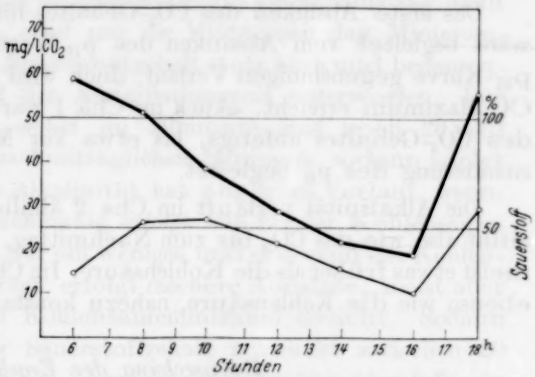


Abb. 6. *Cha 2.* Tagesaufnahmen vom 28. 9. 50. Sauerstoff (———) in Prozent der Sättigung und gesamte freie Kohlensäure (———) der oberen Schicht.

Kohlensäure. Im Cha 1 mit geringer Alkalinität ist der CO_2-Gehalt tagsüber gering (2—5,3 mg/l) und schwankt in sehr engen Grenzen (Abb. 5). Im Cha 2 hingegen ist der Schwankungsbereich des an sich beträchtlichen CO_2-Gehaltes (bis 60 mg/l) bedeutend (Abb. 6). Die Differenz zwischen gemessenem Maximum und Minimum beträgt 40 mg/l. Beiden Kurven ist gemeinsam das Absinken im Laufe des Tages, allerdings klingt im Cha 1 der CO_2-Gehalt nur unbedeutend ab.

Im Cha 2 hingegen verringert sich der Kohlensäuregehalt stark, erreicht am Nachmittag das Minimum und steigt sodann innerhalb zweier Stunden auf Werte von 6 Uhr früh.

Die CO_2-Kurve von Cha 1 zeigt im allgemeinen also gegensinnigen Verlauf zur Sauerstoffkurve. Im Cha 2 hingegen verläuft nur der erste CO_2-Kurvenabschnitt gegensinnig, am späten Vormittag etwa haben Sauerstoff und die gesamte freie Kohlensäure gleichsinnigen, nahezu parallelen Verlauf; beide zeigen zu gleicher Zeit das Minimum mit darauffolgendem Aufstieg.

Das erste Absinken des CO_2-Gehaltes im Cha 2 am frühen Morgen wird begleitet vom Absinken des p_H-Wertes, später erst nimmt die p_H-Kurve gegensinnigen Verlauf, doch wird das p_H-Maximum vor dem CO_2Maximum erreicht. Auch im Cha 1 war das geringfügige Absinken des CO_2-Gehaltes anfangs, bis etwa zur Mittagszeit, von einer Verminderung des p_H begleitet.

Die Alkalinität verläuft im Cha 2 ähnlich wie die CO_2-Kurve. Sie sinkt also wie das CO_2 bis zum Nachmittag, erreicht aber das Minimum meist etwas früher als die Kohlensäure. Im Cha 1 bewahrt die Alkalinität, ebenso wie die Kohlensäure, nahezu konstantes Niveau.

Besprechung der Ergebnisse.

Unter natürlichen Bedingungen, in Pflanzenbeständen, muß wohl von Fall zu Fall erörtert werden, wieweit die gewonnenen Kurven zur Beurteilung der Assimilation herangezogen werden können (vgl. KUCHAR 1954).

Im Cha 1 zeigen die Kohlensäure und die Bicarbonate fast keine Veränderungen; die Sauerstoffkurve hingegen zeigt den zu erwartenden Verlauf. Im Cha 2 hingegen mit starken Alkalinitätsveränderungen und auch im Pot, sind die Veränderungen des Sauerstoffgehaltes während der Assimilationszeit derartige, daß sie wohl kaum als unmittelbarer Ausdruck der Assimilationsprozesse angesprochen werden können. Aus den Ausschlägen könnte bestenfalls die Intensität der Assimilation mit einiger Annäherung herausgelesen werden. Anders die Kohlensäure. Der Verlauf der CO_2-Kurve entspricht dem was man bisher über die Assimilation unter diesen Bedingungen weiß, und wird zudem sowohl durch die p_H-Änderungen als auch die Alkalinitätskurve, die ähnlichen Verlauf hat wie die CO_2-Kurve, bestens gestützt. Wohl hängt die Veränderung des Alkalinitätsspiegels nicht allein von der Bicarbonatassimilation ab, sondern bekanntlich auch von der Kohlensäure. Bei stärkerem CO_2-Schwund fallen die Carbonate aus und die Alkalinität, Maß der löslichen Bicarbonate, sinkt. Die Ausfällung erfolgt zwar langsam, doch liegen bisher keine Untersuchungen darüber vor, wieweit man in natürlichen Wässern aus der Alkalinitätskurve auf Bicarbonatassimilation und wieweit auf Ausfällung schließen kann.

Die Assimilation verläuft, wie zu erwarten stand, in beiden *Chara*-Standorten grundsätzlich verschieden. Beiden ist aber gemeinsam,

daß sie die sonst bei Pflanzenbeständen beobachtete und bekannte Sistierung der Assimilation um die Mittagszeit, wie auch den stärkeren Assimilationsanstieg in den Morgenstunden, der selbst bei submersen Pflanzen aufzutreten pflegt (vgl. HUBER 1949), nicht erkennen lassen.

Im Cha 1 mit geringem und gleichbleibendem Bicarbonatgehalt während der Tagesassimilationsperiode bleibt erstens der CO_2-Gehalt stets sehr klein und beträgt nur einige mg/l und zweitens ist der Sauerstoffgehalt stets hoch und bewegt sich zwischen 60 und 140% der Sättigung. Er steigt gleichmäßig bis zum Maximum am Nachmittag, dann folgt ein Absinken. Das p_H zeigt um die Mittagszeit das Minimum.

Im Cha 2 hingegen ist der Bicarbonatgehalt stets hoch und bedeutenden Schwankungen während der Assimilationszeit unterworfen. Der CO_2-Gehalt, ebenfalls hoch, selbst im Minimum sind noch 20 mg/l nachweisbar, sinkt bis zum nachmittäglichen Minimum, sodann erfolgt ziemlich steiler Anstieg. Die Alkalinität hat ähnlichen Verlauf, wenngleich der Abfall nicht so gleichmäßig erfolgt wie bei der Kohlensäure. Zunächst sinkt die Alkalinität nur um weniges, und erst wenn der Kohlensäuregehalt etwa 40 mg/l beträgt, erfolgt raschere Abnahme; meist aber wird das Minimum vor dem Kohlensäureminimum erreicht. Sodann erfolgt rascher Anstieg. Der Sauerstoffgehalt schwankt zwischen 20 und 60% der Sättigung und der Kurvenverlauf ist hier ebenfalls ein anderer als im Cha 1. Die Kurve zeigt nur am Anfang gegensinniges Verhalten zur CO_2-Kurve, steigt also morgens stark an, fällt jedoch bei weiterem Temperaturanstieg, und erst wenn das Wasser am späten Nachmittag zu Temperaturen zwischen 14 und 15° C zurückkehrt, steigt der Sauerstoffgehalt abermals. Das p_H zeigt am Vormittag ein Minimum und gerät am frühen Nachmittag ins Maximum.

Obwohl nun im Cha 1 der absolute O_2-Gehalt wesentlich höher liegt als im Cha 2, sind doch die Differenzen zwischen maximalem und minimalem Sauerstoffgehalt während der Tagesperiode in beiden Standorten größenordnungsmäßig nahezu gleich, im Cha 1 sogar eher größer. Anders die Kohlensäure. Im Cha 2 beträgt die Differenz rund 40 mg/l, der bedeutende CO_2-Gehalt zeigt große Tagesschwankungen. Im Cha 1 hingegen mit ganz niedrigem CO_2-Spiegel beträgt der CO_2-Schwund während der Assimilationszeit nur wenige mg/l und die Konzentration der Bicarbonate zeigt fast gar keine Veränderungen. Daher kann also von dieser Seite her der CO_2-Bedarf des Pflanzenbestandes nicht gedeckt werden, selbst dann nicht, wenn sich die Assimilation in denkbar bescheidenem Rahmen abspielen würde Nun aber ist eher damit zu rechnen, daß die Assimilationsintensität ähnliche Ausmaße erreicht, wie im Cha 2, was schon auf Grund der O_2-Differenzen anzunehmen wäre. Bleiben also nur noch Carbonate als CO_2-Quelle. Um aber Carbonate zu lösen, ist aggressive Kohlensäure erforderlich.

Bekanntlich werden Bicarbonate durch die zugehörige Kohlensäure in Lösung gehalten und der darüber ragende Anteil an freier Kohlen-

säure, die aggressive Kohlensäure, vermag Carbonate zu lösen (TILLMANS und HEUBLEIN 1912). Nun möge die Hauptfrage erörtert werden, unter welchen Umständen nämlich submerse Makrophytenbestände durch ihre Assimilationstätigkeit den Kohlensäureentzug so weit treiben, daß schließlich nach Verbrauch der aggressiven Kohlensäure auch die zugehörige, wenigstens teilweise, angegriffen wird. Füglich könnte man erwarten, daß im an sich CO_2-armen Cha 1 die Kohlensäure so weit aufgezehrt wird, daß also infolge der Fehlbeträge an zugehöriger Kohlensäure die biogene Entkalkung einsetzt. Im Cha 2 hingegen mit dem bedeutenden CO_2-Reservoir könnte man wohl damit rechnen, daß der Pflanzenbestand seinen CO_2-Bedarf restlos aus den Beträgen oberhalb der zugehörigen Kohlensäure deckt. Gegen diese Mutmaßung spricht aber schon die stellenweise starke Kalkinkrustation.

Tabelle 1. *Tagesaufnahme vom 28. September 1950.*

Zeit Uhr	Alkalinität mval	Carbonathärte d°	Gesamte freie Kohlensäure mg/l	Freie zugehörige Kohlensäure mg/l
6^{30}	6,7	18,76	60,0	72,3
9^{30}	6,4	17,92	50,5	78,0
11^{30}	6,3	17,64	35,0	74,3
14^{45}	4,7	13,16	22,5	25,0
16^{30}	5,7	15,96	18,0	54,0
18^{15}	7,8	21,84	52,5	135,8

Im Cha 2 nun mit bedeutendem Gehalt an freier Kohlensäure — das Minimum betrug am 28. 9. 50 18 mg/l CO_2, das Maximum 60 mg/l CO_2 — ist während der Assimilationszeit keine aggressive Kohlensäure nachweisbar und die zugehörige weist zum Teil bedeutende Fehlbeträge auf. So wurden z. B. um 6^{30} Uhr an gesamter freier Kohlensäure 60,0 mg/l gefunden, die zugehörige müßte aber den Betrag von 72,3 mg/l CO_2 erreichen. Um 16^{30} Uhr, wenn also der CO_2-Gehalt ins Minimum gerät, müßte das zugehörige CO_2 54,0 mg/l erreichen, an gesamter freier Kohlensäure wurden aber nur 18,0 mg/l gemessen. Noch größer wird der Fehlbetrag um 18^{15} Uhr. Die gesamte freie Kohlensäure betrug 52,5 mg/l, die zugehörige müßte aber 135,8 mg/l betragen.

Ähnliches wurde bei wiederholten Messungen gefunden und dieser Stand führt zunächst zum Ergebnis, daß durch die CO_2-Assimilation submerser Pflanzenbestände in CO_2-reichen Wässern hauptsächlich die freie Kohlensäure verwertet wird, was zu beträchtlichem Kohlensäureschwund führt, wobei aber der Gehalt an gesamter freier Kohlensäure immer noch hoch bleibt. Selbst im Minimum ist der Gehalt an gesamter freier Kohlensäure fast 20 mg/l. Trotz der ansehnlichen Kohlensäuremenge ist stets, nicht nur im Kohlensäureminimum, ein *Fehlbetrag an zugehöriger Kohlensäure feststellbar*, was in der Folge zur biogenen Entkalkung führt. Bicarbonate werden offensichtlich ebenfalls assimilatorisch verwertet. Wenn nämlich die CO_2-Kurve ins Minimum gerät, zeigt auch die Alkalinitätskurve ein starkes Absinken, steigt aber bei nachlassender Lichtintensität

kurve bereits *vor* dem Kohlensäureanstieg. Das p_H bewegt sich in relativ engen Grenzen und Werte, wie sie bei der Bicarbonatassimilation in Laboratoriumsversuchen von RUTTNER und wie sie auch von GESSNER (1932) in freien Beständen von *Ranunculus baudotii* beobachtet wurden, traten demnach nicht auf. Entweder also blieb die Hydroxydbildung aus oder sie tritt bei dem relativ großen Wasservolumen nicht in Erscheinung. Immerhin spricht die fast *gleichzeitig* mit der CO_2-Abnahme erfolgende Alkalinitätsverminderung sowie der folgende Anstieg bei nachlassender Assimilationsintensität für die Bicarbonatassimilation. Zwar bleibt in diesem Zusammenhang die Frage, ob Bicarbonate bis zum Hydroxyd oder nur bis zum Carbonat abgebaut werden, unberührt, doch hat schon MOLISCH (1910) bei *Chara* Rötung von Phenolphthalein beobachtet. Der Kohlensäure- und der Bicarbonatgehalt zeigen im Lauf der Tagesassimilationsperiode beträchtliche Schwankungen, Carbonate werden tagsüber gefällt, biogene Entkalkung setzt ein (MINDER 1922, 1926).

Ganz anders im CO_2- und bicarbonatarmen Cha 1. Die Assimilation verläuft hier so, daß nicht der gesamte Vorrat an freier Kohlensäure restlos aufgebraucht wird, sondern früher bereits — das Wasser enthält noch einige Milligramm freier Kohlensäure — die Pflanzen auf das Bicarbonat-Carbonatsystem zurückgreifen. Wie aus der Alkalinitätskurve von Cha 2 hervorgeht, werden die Bicarbonate schon bei weit höheren Beträgen an freier Kohlensäure assimilatorisch genutzt. Hier nämlich setzt bereits ein starkes Absinken des Bicarbonatgehaltes bei einem Gehalt an freier Kohlensäure von 40 mg/l ein, doch wird das Minimum *vor* dem Minimum an freier Kohlensäure erreicht und es folgt also ein neuerlicher Bicarbonatanstieg, bevor die freie Kohlensäure zunimmt.

Da also die Kohlensäure und die Bicarbonate nur geringe Veränderungen zeigen, muß, wie schon vorhin erörtert, der CO_2-Bedarf des Pflanzenbestandes vor allem von den Carbonaten gedeckt werden. Die Carbonatassimilation aber verläuft verhältnismäßig langsam und es erscheint höchst unwahrscheinlich, daß das Carbonat als solches unmittelbar verwertet würde, vielmehr scheint der Umweg über die aus ihnen gebildeten Bicarbonate der wahrscheinlichere und haupt-

Tabelle 2. *Cha 1, Tagesaufnahmen vom 22. September 50.*

Zeit Uhr	Alkalinität mval	Carbonathärte d°	Gebundene Kohlensäure mg/l	Gesamte freie Kohlensäure mg/l	Freie zugehörige Kohlensäure mg/l	Aggressive Kohlensäure mg/l
6	1,25	3,5	27,5	5,3	0,9	4,7
8	1,20	3,36	26,4	5,2	0,8	4,6
10	1,14	3,18	25	4,9	0,75	4,4
12	1,10	3,08	24,2	4,5	0,7	4,2
14	1,10	3,08	24,2	4,4	0,7	4,2
16	1,14	3,18	25	2,3	0,75	1,5
18	1,10	3,08	24,2	2,0	0,7	1,4

sächlichere zu sein. Nun ist aber folgende Feststellung wesentlich: dadurch, daß stets freie Kohlensäure erhalten bleibt und ferner dadurch, daß der Bicarbonatgehalt entsprechend niedrig ist, bildet sich ein Zustand aus, der das Auftreten aggressiver Kohlensäure in Mengen von 1,5 bis nahezu 5 mg/l zu jeder Tageszeit ermöglicht.

Damit ist grundsätzlich die Voraussetzung zur Lösung von Carbonaten gegeben.

Die physiologische Bedeutung des Auftretens aggressiver Kohlensäure geht aus dem Vorliegenden klar hervor. Solange den Pflanzenbeständen genügende Mengen freier Kohlensäure zur Verfügung stehen, wie eben im kohlensäurereichen Cha 2, ist das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein aggressiver Kohlensäure belanglos. Bei geringem Kohlensäure- und Bicarbonatgehalt des Wassers aber kann der CO_2-Bedarf der Pflanzenbestände aus diesem Reservoir nicht oder nur ungenügend gedeckt werden, es könnte daher auch die Assimilation nicht oder in nur sehr beschränktem Umfange stattfinden, wenn nicht eben in solchen Fällen eine so günstige Relation freie Kohlensäure-Bicarbonate entstünde, die das Auftreten und Bestehen aggressiver Kohlensäure ermöglichen würde. Sobald aber freie aggressive Kohlensäure zur Verfügung steht, ist die grundsätzliche Voraussetzung zur Lösung der Carbonate gegeben und damit die Voraussetzung dafür, daß die Assimilation in vollem Umfang aufgenommen und aufrechterhalten werden kann.

Grundsätzlich ist also für die untersuchten Fälle festzustellen, daß erstens bei hohem Gehalt an freier Kohlensäure und hohem Gehalt an Bicarbonaten vor allem die freie Kohlensäure unmittelbar assimilatorisch ausgewertet wird, von einem gewissen Punkt an, in unserem Falle unterhalb 40 mg/l CO_2, auch die Bicarbonate in gesteigertem Maße. Kohlensäure und Bicarbonate zeigen bedeutende Schwankungen. Im kohlensäure- und bicarbonatarmen Wasser behalten Kohlensäure und Bicarbonate während der Assimilationstagesperiode nahezu konstantes Niveau, der Kohlensäurebedarf des Pflanzenbestandes kann nur von den Carbonaten gedeckt werden.

Zweitens: Wenn Pflanzenbeständen kohlensäure- und bicarbonatreiches Wasser zu Verfügung steht, dann fehlt, infolge des großen CO_2-Verbrauches, aggressive Kohlensäure und selbst die zugehörige weist bedeutenden Schwund auf. Im Wasser mit niedrigem Kohlensäuregehalt und niedriger Alkalinität ist sowohl zugehörige als auch aggressive Kohlensäure während der ganzen Assimilationstagesperiode nachweisbar.

Zusammenfassung.

Zur Klärung der Frage, wie die volle Kohlensäureassimilation üppiger submerser Pflanzenbestände in CO_2- und bicarbonatarmen Wässern aufrechterhalten werden kann, wird die Assimilation in 2 *Chara*-Standorten durch Messung der freien Kohlensäure, des Sauerstoffes und der Bicarbonate verfolgt. Temperatur und p_H werden mit berücksichtigt. Ergänzend wurde in den Kreis der Betrachtungen ein *Potamogeton-*

Gewässer einbezogen. Zugleich soll die Untersuchung einen Beitrag zur Assimilation von Pflanzenbeständen in natürlichen Wässern liefern.

Beide *Chara*-Standorte ähneln einander weitgehend, doch unterscheiden sie sich sehr wesentlich darin, daß einer von ihnen während der ganzen Assimilationstagesperiode gleichmäßig CO_2-arm bleibt; auch der Bicarbonatgehalt ist sehr gering.

Im CO_2-reichen Gewässer sind Kohlensäure und Bicarbonate starken Tagesschwankungen unterworfen; die Sauerstoffkurve zeigt am Vormittag das Maximum, am Nachmittag das Minimum. Der p_H-Wert zeigt etwas größere Schwankungen als im anderen Standort, die Kurve hat auch anderen Verlauf: das Minimum fällt in die Vormittagsstunden, der Höchstwert wird am Nachmittag erreicht. In diesem Gewässer ist der Bicarbonatgehalt so groß und zugleich der während der Assimilationstagesperiode einsetzende Schwund an freier Kohlensäure so bedeutend, daß die zugehörige Kohlensäure stets Fehlbeträge aufzuweisen hat, aggressive Kohlensäure fehlt also. Carbonate werden gefällt. Auch Bicarbonate werden besonders dann, wenn die freie Kohlensäure ins Minimum gerät, assimilatorisch verwertet.

Im CO_2-armen Gewässer zeigt das p_H sehr geringe Schwankungen mit einem Mindestwert um die Mittagszeit. Der Sauerstoffgehalt, 50 bis über 100% der Sättigung, steigt im Laufe des Tages ziemlich gleichmäßig an bis zum nachmittägigen Maximum. Der niedrige Gehalt an freier Gesamtkohlensäure zeigt während der Assimilation verhältnismäßig geringen Schwund, einige mg/l, stets ist also freie Kohlensäure vorhanden. Der Bicarbonatgehalt bleibt tagsüber gleichmäßig klein. Es stellt sich heraus, daß trotz des geringen CO_2-Gehaltes und infolge des geringen Bicarbonatgehaltes nicht nur zugehörige Kohlensäure stets nachweisbar, sondern darüber hinaus auch stets aggressive Kohlensäure vorhanden ist. Diese Feststellung ist physiologisch von größter Bedeutung, denn sie macht verständlich, daß selbst in solchen Standorten üppige Pflanzenbestände zur vollen Assimilation befähigt sind. Durch das Auftreten aggressiver Kohlensäure nämlich ist die Voraussetzung gegeben für die Umsetzung der Carbonate in lösliche und assimilatorisch leicht verwertbare Bicarbonate, aus denen der CO_2-Bedarf des Pflanzenbestandes gedeckt werden kann. In dem Maße, wie die Pflanzen die löslichen Bicarbonate assimilatorisch verwerten, wird neues Bicarbonat aus den gefällten Carbonaten gebildet und so die annähernd konstante Bicarbonatkonzentration während der Assimilationszeit gewahrt.

Literatur.

Angelstein, U.: Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **10**, 87—116 (1911). — Arens, K.: Zur Kenntnis der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. Planta (Berl.) **10**, 814—816 (1930). Photosynthese von Wasserpflanzen in Kaliumbicarbonatlösungen. Jb. wiss. Bot. **83**, 561—566 (1936). — Arnold, A.: Der Verlauf der Assimilation von *Helodea canadensis* unter konstanten Außenbedingungen. Zugleich ein Beitrag zur Kritik der Blasenzählmethode. Planta (Berl.) **13**, 529—574 (1931). — Behrens, H.:

Temperatur- und Sauerstoffuntersuchungen in Tümpeln und Brunnen. Arch. f. Hydrobiol. **31**, 145—162 (1937). — BRANDT, A. v.: Temperaturschwankungen in kleinen Waldgewässern. Arch. f. Hydrobiol. **30**, 132—141 (1936). — BRESSLAU, E.: Die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Hydrobiologie. Verh. internat. Vereinig theor. angew. Limnol. **3**, 56—108 (1926). — BUKATSCH, F.: Beiträge zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation durch Süßwasseralgen. Jb. wiss. Bot. **81**, 419—447 (1935). — GESSNER, F.: Schwankungen im Chemismus kleiner Gewässer in ihrer Beziehung zur Pflanzenassimilation. Arch. f. Hydrobiol. **24**, 590—602 (1932). — Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. Jb. wiss. Bot. **85**, 267—328 (1937). — GIEYSZTOR, N.: Limnologische Untersuchungen an einigen Kleingewässern. Arch. Hydrobiol. et Ichthyol. **8**, 75—148 (1934). — HASSACK, C.: Über das Verhältnis von Pflanzen zu Bicarbonaten und über Kalkincrustation. Unters. bot. Inst. Tübingen **2**, 465—477 (1886). HUBER, B.: Pflanzenphysiologie. Ihre Grundlagen und Anwendungen, 3. Aufl. Heidelberg 1949. — KUCHAR, K.: Bakterien und Sauerstoff in Kleingewässern. Hydrobiologische Untersuchungen im Gebiet des Attersees. Arch. f. Hydrobiol. **44**, 15—72 (1950). — Bakteriologische Beobachtungen an zwei Hochgebirgstümpeln der Kitzbühler Alpen (Tirol). Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **161**, 803—817 (1952). — Über die Anwendbarkeit von Alkalinitäts- und CO_2-Bestimmungen zur Beurteilung der Assimilation submerser Pflanzenbestände. Planta **43**, 241—249 (1954). — MINDER, L.: Über biogene Entkalkung im Zürichersee. Verh. internat. Vereinigg. theor. u. angew. Limnol. **1**, 20—31 (1922). — Biologisch-chemische Untersuchungen im Zürichsee. Z. Hydrolog. **3**, 1—70 (1926). — MOLISCH, H.: Über die Fällung des Eisens durch das Licht und grüne Wasserpflanzen. Sitzgsber. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **119**, 1—26 (1910). — NATHANSOHN, A.: Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig 1910. — PESTA, O.: Beiträge zur Kenntnis der limnologischen Beschaffenheit ostalpiner Tümpelgewässer. Arch. f. Hydrobiol. **25**, 68—80 (1933). — PESTA, O., u. K. KUCHAR: Limnologische und hydrobakteriologische Untersuchungen an drei Hochgebirgstümpeln im Wattental (Tirol). Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **159**, 207—217 (1950). — PICHLER, W.: Temperaturmessungen an einem Tümpel. Bioklimat. Beibl. **1937**, H. 1, 25—27. — Unsere derzeitige Kenntnis von der Thermik kleiner Gewässer. Thermische Kleingewässertypen. Int. Rev. d. Hydrobiol. **38**, 231—242 (1938). — RUTTNER, F.: Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einflusse submerser Gewächse. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **130**, 71—108 (1921). — Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. I. Die beiden Haupttypen der Kohlenstoffaufnahme. Österr. bot. Z. **94**, 265—294 (1948). — Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. II. Das Verhalten von *Elodea canadensis* und *Fontinalis antipyretica* in Lösungen von Natrium- bzw. Kaliumkarbonat. Österr. bot. Z. **95**, 208—238 (1949). — SCHÄPERCLAUS, W. V.: Die örtlichen Schwankungen der Alkalinität und des p_H's, ihre Ursachen, ihre Beziehungen zueinander und ihre Bedeutung. Z. Fischerei **24** (1926). — SCHUTOW, A.: Die Assimilation der Wasserpflanzen und die aktuelle Reaktion des Milieus. Planta (Berl.) **2**, 132—151 (1926). — SEDLMEYER, K.: Ein Beitrag zur Klimatologie des Teiches. Z. Fischerei **29** (1931). STEEMANN NIELSEN, E.: Dependence of freshwater plants on quantity of carbon dioxide and hydrogen ion concentration. Illustrated through experimental investigations. Dansk bot. Ark. **11**, Nr 8, 1—25 (1944). — Photosynthesis of aquatic plants with special reference to the carbon-sources. Dansk. bot. Ark. **12**, Nr 8, 1—71 (1947). — STROEDE, W.: Ökologie der Characeen. Berlin 1931. — Über die Beziehungen der Characeen zu den chemischen Faktoren der Wohngewässer und des Schlammes. Arch. f. Hydrobiol. **25**, 192—229 (1933). — TILLMANS, J., u. O. HEUBLEIN: Über die kohlensauren Kalk angreifende Kohlensäure der natürlichen Gewässer. Gesdh.ing. **35**, 669—677 (1912).

Dr. KARL WILHELM KUCHAR, Wien VI, Getreidemarkt 9.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Einführung in das Physikalische Praktikum

zum Studium der Physik als Nebenfach.

Von Professor Dr. **Christian Gerthsen,** Direktor des Physikalischen Instituts der Technischen Hochschule Karlsruhe, und Privatdozent Dr. phil. **Max Pollermann,** Physikalisches Institut der Technischen Hochschule Karlsruhe. Zweite Auflage. Mit 132 Abbildungen. VI, 107 Seiten 8°. 1953. Steif geheftet DM 6.60

Aus den Besprechungen: Klar und anschaulich, ohne die wissenschaftliche Strenge dabei zu verlieren, ist diese „Einführung in das Physikalische Praktikum" von Ch. Gerthsen und M. Pollermann geschrieben. Für alle Studierenden mit Physik als Nebenfach, insbesondere für die der Medizin, ist dieses Buch ein wertvolles Hilfsmittel mit den Methoden der Experimentalphysik vertraut zu werden. Der vorliegenden 2. Auflage wurde ein kurzes Kapitel über Radioaktivität hinzugefügt. Hier werden die grundlegenden Meßmethoden von radioaktiven Strahlen ohne Anwendung höherer Mathematik und übermäßigem Formelaufwand dargelegt. Somit wird der immer wachsenden Anwendung von radioaktiven Stoffen in fast allen Gebieten der Technik und Naturwissenschaft Rechnung getragen. Im Anhang wird abschließend eine leichtfaßliche Übersicht der wichtigsten physikalischen Meßgrößen und Einheiten, sowie eine Übersicht über die wichtigsten elementaren Meßgeräte und Apparate gegeben. *„Zentralblatt für die gesamte Radiologie"*

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Fortschritte der Botanik

Begründet von Fritz von Wettstein. Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen und mit der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Herausgegeben von **Ernst Gäumann**, Zürich, und **Otto Renner**, München.

Vierzehnter Band: **Bericht über das Jahr 1951.** Mit 75 Abbildungen. IV, 519 Seiten Gr. 8°. 1953. DM 59.60

Inhaltsübersicht: **Morphologie: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle.** Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — **Morphologie einschließlich Anatomie.** Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. — **Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.** Von Professor Dr. O. Jaag, Zürich. — **Submikroskopische Morphologie.** Von Professor Dr. A. Frey-Wyssling, Zürich. — **Systemlehre und Pflanzengeographie: a) Systematik und Stammesgeschichte der Pilze.** Von Dozent Dr. H. Kern, Zürich. – **b) Systematik der Spermatophyta.** Von Professor Dr. K. Suessenguth, München. (Folgt in Band 15.) **Paläobotanik.** Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. — **Systematische und genetische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen. — **Ökologische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim. — **Ökologie.** Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann.-Münden. (Folgt in Band 15.) — **Physiologie des Stoffwechsels: Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge.** Von Professor Dr. W. Simonis, Hannover. — **Zellphysiologie und Protoplasmatik.** Von Professor Dr. H.-J. Bogen, Marburg a. d. Lahn. — **Wasserumsatz und Stoffbewegungen.** Von Professor Dr. B. Huber, München. (Folgt in Band 15.) — **Mineralstoffwechsel.** Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). (Folgt in Band 15.) — **Stoffwechsel organischer Verbindungen I.** (Photosynthese.) Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg a. d. Lahn. — **Stoffwechsel organischer Verbindungen II.** Von Professor Dr. K. Paech, Tübingen. — **Physiologie der Organbildung: Vererbung. a) Genetik der Mikroorganismen.** Von Professor Dr. H. Marquardt, Freiburg i. Br. — **b) Genetik der Samenpflanzen.** Von Professor Dr. C. Harte, Köln-Riehl. — **Cytogenetik.** Von Professor Dr. J. Straub, Köln-Riehl. — **Wachstum und Bewegung.** Von Professor Dr. H. v. Guttenberg, Rostock. — **Entwicklungsphysiologie.** Von Professor Dr. A. Lang, Los Angeles (Calif.). (Folgt in Band 15.) — **Viren: Bakteriophagen.** Von Dr. W. Weidel, Tübingen. (Folgt in Band 15.) — **Sachverzeichnis.**

Fünfzehnter Band: **Bericht über das Jahr 1952.** Mit 34 Abbildungen. IV, 549 Seiten Gr. 8°. 1954. DM 62.80

Inhaltsübersicht: **Morphologie: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle.** Von Professor Dr. L. Geitler, Wien. — **Morphologie einschließlich Anatomie.** Von Professor Dr. W. Troll und Professor Dr. H. Weber, Mainz. (Folgt in Band 16.) — **Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.** Von Professor Dr. O. Jaag, Zürich. (Folgt in Band 16.) — **Submikroskopische Morphologie.** Von Privatdozent Dr. K. Mühlethaler, Zürich. (Folgt in Band 16.) — **Systemlehre und Pflanzengeographie:** a) **Systematik und Stammesgeschichte der Pilze.** Von Dozent Dr. H. Kern, Zürich. (Folgt in Band 16.) — b) **Systematik der Spermatophyta.** Von Professor Dr. K. Suessenguth, München. — **Paläobotanik.** Von Professor Dr. K. Mägdefrau, München. — **Systematische und genetische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. F. Firbas, Göttingen. — **Ökologische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim. (Folgt in Band 16.) — **Ökologie.** Von Professor Dr. Th. Schmucker, Hann.-Münden. — **Physiologie des Stoffwechsels: Physikalisch-chemische Grundlagen der Lebensprozesse.** Von Professor Dr. W. Simonis, Hannover. — **Zellphysiologie und Protoplasmatik.** Von Professor Dr. H. J. Bogen, Marburg a. d. Lahn. — **Wasserumsatz und Stoffbewegungen.** Von Professor Dr. B. Huber, München. — **Mineralstoffwechsel.** Von Professor Dr. H. Burström, Lund (Schweden). — **Stoffwechsel organischer Verbindungen I.** (Photosynthese.) Von Professor Dr. A. Pirson, Marburg a. d. Lahn. (Folgt in Band 16.) — **Stoffwechsel organischer Verbindungen II.** Von Professor Dr. K. Paech, Tübingen. — **Physiologie der Organbildung: Vererbung. a) Genetik der Mikroorganismen.** Von Professor Dr. H. Marquardt, Freiburg i. Br. (Folgt in Band 16.) — **b) Genetik der Samenpflanzen.** Von Professor Dr. C. Harte, Köln-Riehl. — **Cytogenetik.** Von Professor Dr. J. Straub, Köln-Riehl. (Folgt in Band 16.) — **Wachstum und Bewegung.** Von Professor Dr. H. v. Guttenberg, Rostock. — **Entwicklungsphysiologie.** Von Professor Dr. A. Lang, Los Angeles, Calif.). — **Viren. a) Pflanzenpathogene Viren.** Von Oberreg.-Rat Dr. E. Köhler, Braunschweig. — **b) Bakteriophagen.** Von Dr. W. Weidel, Tübingen. — **Sachverzeichnis.**

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.